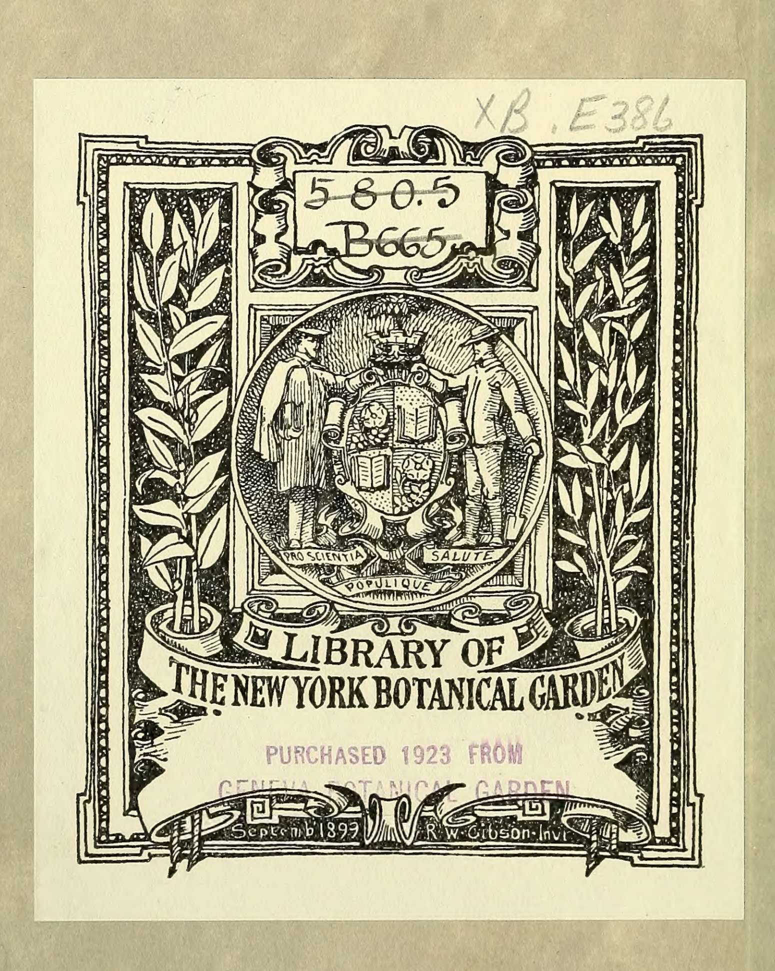
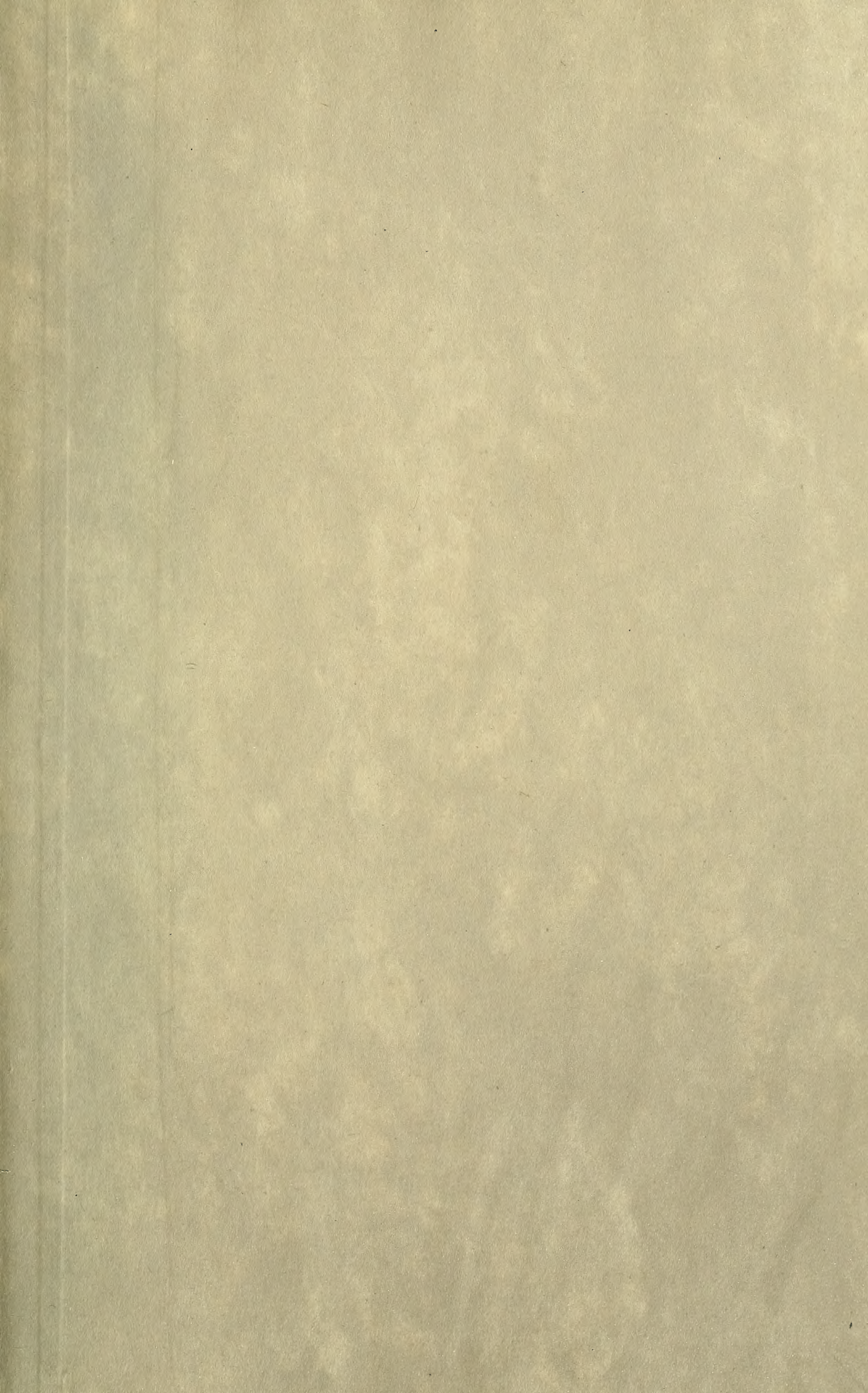
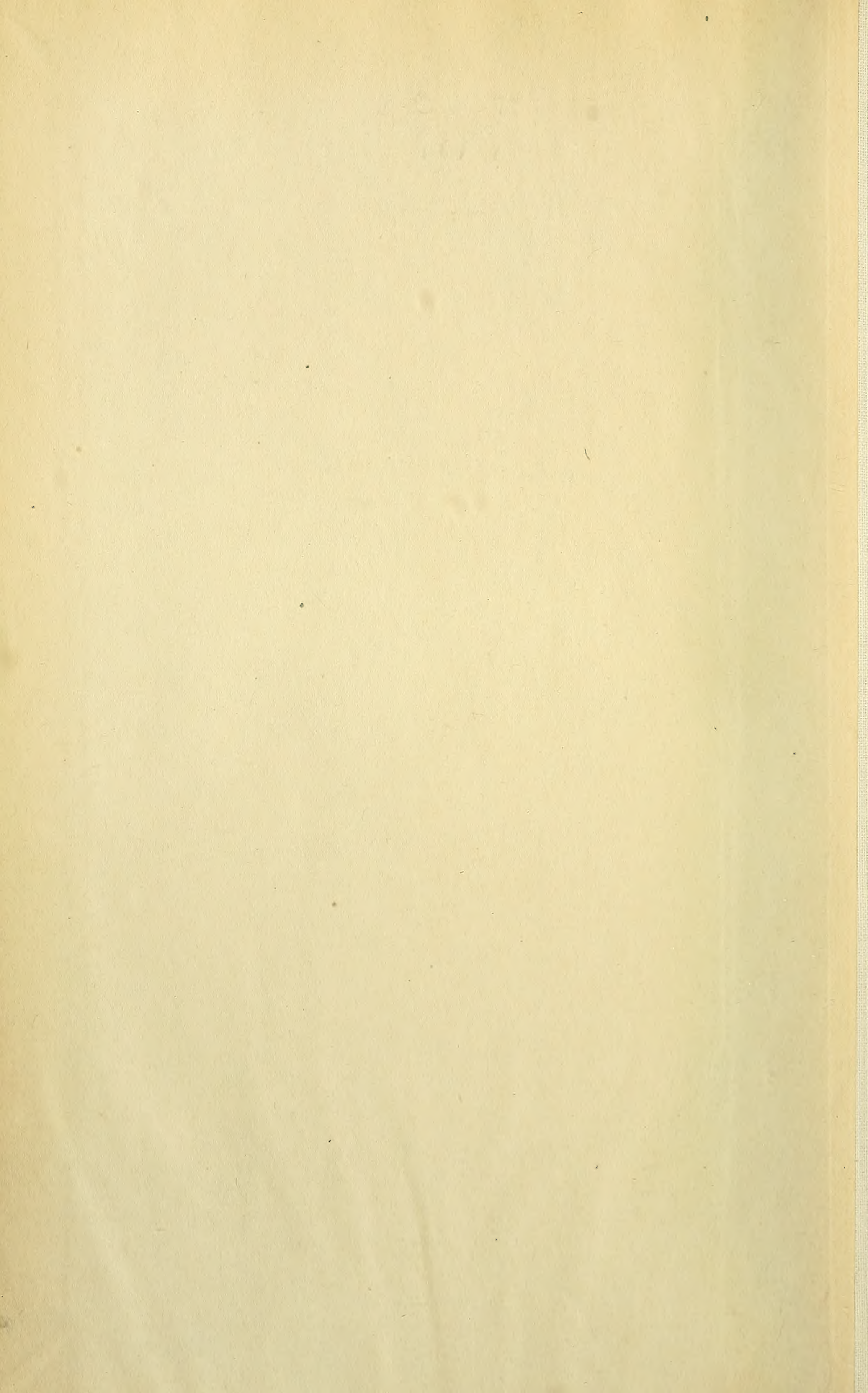



5805
B665
PRO SCIENTIA
SALUTE
POPULIQUE
LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
Septemb 1897
R.W. Gibson Invt





Beihefte

zum

Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Geh. Regierungsrat Prof. Dr. O. Uhlworm
in Bamberg.

Band XXXVII.

Erste Abteilung:

Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Mit 24 Tafeln und 17 Abbildungen im Text.

1920
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.

Inhalt.



Beihefte

zum

Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Geh. Regierungsrat Prof. Dr. O. Uhlworm
in Bamberg.

Band XXXVII.

Erste Abteilung:

Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Heft 1.

1920
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.

Ausgegeben am 16. Februar 1920.

Inhalt.

Die Beiträge erscheinen in zwangloser Folge. Jeder Band umfaßt 3 Hefte. Preis des Bandes **M. 40.—.**

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage C. Heinrich, Dresden-N.

Zusendungen von Manuskripten und Anfragen redaktioneller Art werden unter der Adresse: Geh. Regierungsrat Professor Dr. O. Uhlworm, Bamberg, Schützenstraße 22, I., mit der Aufschrift „Für die Redaktion der Beihefte zum Botanischen Centralblatt" erbeten.

Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut (Direktion Prof. Dr. P. Jaccard)
der Eidgenössischen Technischen Hochschule in Zürich.

Experimentelle Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Wasserleitungsbahn und Transpirationsverhältnissen bei *Helianthus annuus* L.

Von

Eduard Rübel, Zürich.

Mit Tafel I bis XIX.

Inhaltsverzeichnis.

Einleitung.[1]

An Hand ausgedehnter Untersuchungen ist P. Jaccard (siehe Literaturverzeichnis) zu dem Schlusse gekommen, daß die Gestalt des Baumstammes vor allem durch die Anforderungen der Wasserzirkulation bedingt ist. Die Form des Fichtenstammes erweist sich in befriedigender Weise erklärt durch seine Auffassung als Schaft gleicher Wasserleitungskapazität. Die Wirkung der Wasserleitung macht sich auf die Gesamtform wie auch auf die anatomische Struktur des Baumstammes geltend. Es bestehen enge Beziehungen zwischen der Leitungsfläche (Transversalschnitt der Gefäße) einer gegebenen Wachstumszone und der Entwicklung der Transpirationsorgane.

Jaccard hat diese Beziehungen an baumförmigen Pflanzen, Koniferen und Laubbäumen, untersucht. Es stellte sich nun die Frage, ob einjährige Pflanzen ähnliche Beziehungen aufweisen. Der Zweck der vorliegenden Arbeit ist es, die an Bäumen beobachteten Verhältnisse an einer halbverholzten, aber einjährigen, Pflanze nachzuprüfen. Zu diesem Behufe eignet sich *Helianthus annuus* L., die Sonnenblume, in hohem Maße, da sie ein kräftiges Wachstum hat und eine relativ starke Verholzung aufweist.

Von vornherein ließe sich erwarten, daß die Verhältnisse bei einer einjährigen Pflanze einfachere wären als bei den vieljährigen Bäumen. Dem ist aber nicht so. Während man beim Baum mit einem gegebenen Jahresring rechnen und innerhalb desselben Früh- und Spätholz trennen kann, wechseln bei *Helianthus* die Verhältnisse je nach dem Wetter von Woche zu Woche. Die unteren Blätter wachsen im Frühjahr unter sehr wechselvollen Bedingungen, die oberen unter mehr gleichmäßigen sommerlichen. Nach einer Trockenperiode gehen die untersten Blätter zugrunde, da das Wasser rasch in den Gipfel gesogen wird; beim Baum herrscht dagegen eine gleichmäßigere Versorgung der Krone.

Über *Helianthus* und seine Anatomie ist schon viel gearbeitet worden; ich verweise auf die Arbeiten von Vöchting, Wieler, Schröder, Wollny, Berthold, Kraus usw., auf die unten noch zurückzukommen sein wird. Diese Betrachtungen sind von anderen Gesichtspunkten ausgegangen als hier beabsichtigt ist. Das folgende soll ein Versuch sein, die komplizierten Verhältnisse zwischen Transpiration und Wasserleitung möglichst quantitativ zu präzisieren, um zu sehen, welche Momente

[1] Der Druck hat der Zeitumstände wegen lange Zeit in Anspruch genommen. Da die Arbeit im Oktober 1916 abgeschlossen und im Februar 1917 an die Druckerei abgeliefert wurde, konnte die seither erschienene Literatur nicht mehr berücksichtigt werden. Es betrifft dies u. a. eine Reihe Verbesserungen an der Kobaltchlorid-Methode. Besonders sei noch hervorgehoben, daß seither von Paul Jaccard über seine Untersuchungen, auf die des öfteren Bezug genommen wurde, ein zusammenfassendes Werk herausgekommen ist: Paul Jaccard, Nouvelles recherches sur l'accroissement en épaisseur des arbres; essai d'une théorie physiologique de leur croissance concentrique et excentrique. (212 p. avec 32 planches hors texte, 23 tableaux et 75 figures.) Mémoire primé et publié par la Fondation Schnyder von Wartensee à Zürich. Lausanne & Genf 1919.

in Frage kommen und wie in Zukunft noch mehr erreicht werden könnte. Es sollen die korrelativen Variationen von Leitungsfläche, Transpirationsfläche, Stengelfläche, Holzfläche, Bastfläche usw. in Verhältnissen ausgedrückt und in Beziehung gesetzt werden zur Höhe über dem Boden, zur Zahl und Dicke der Assimilations- und Transpirationsorgane. Die anatomischen Merkmale sollen im Verhältnis zu ihrer physiologischen Funktion bestimmt werden.

Die Arbeiten wurden in den Jahren 1915[1] und 1916 im Laboratorium, im Garten und Gewächshaus des pflanzenphysiologischen Instituts der Eidgenössischen Technischen Hochschule ausgeführt. Die Hauptversuche wurden 1915 mit ausgedehnten Sonnenblumenpflanzungen vorgenommen, einige Beete wurden 1916 für Ergänzungen, Kontrollversuche und für die Transpirationskraft-Messungen nach der Kobaltchloridpapier-Methode gezogen.

Herrn Prof. Dr. P. Jaccard, der mir die Vorteile seines Instituts zur Verfügung stellte, sowie stets mit Rat und Tat behilflich war, sei hier mein herzlichster Dank ausgesprochen. Die Herstellung des zahlreichen Materials, der Mikrotomschnitte und deren Photographien, die Ausmessung und Auszählung der Elemente, die Tabellen usw., die in die Tausende gehen, wäre mir nicht möglich gewesen ohne die sorgfältigen, mit Sachkenntnis und großer Geduld ausgeführten Präparierarbeiten meines Privatassistenten Dr. Josias Braun.

Definitionen.

Es erscheint von Wert, die vorkommenden Bezeichnungen der Elemente zu definieren und darauf in der Versuchsanordnung die Gewinnung der Zahlen auseinanderzusetzen.

Unter der Transpirationsfläche T verstehen wir die Summe aller Blattoberflächen einer bestimmten Pflanze. Es wurde stets die einfache Zahl benutzt, nicht die Verdoppelung, die man auch nehmen könnte, unter Berücksichtigung der Zweiseitigkeit der Blätter.

Mit ergänzter Transpirationsfläche $T_{erg.}$ werden die Zahlen bezeichnet, bei denen früher vorhandene, aber zur Zeit der Messung schon abgedorrte Blätter mitberechnet worden sind.

Unter g, Trockengewicht der Blätter, verstehen wir das Gewicht sämtlicher luftgetrockneten Blattspreiten einer bestimmten Pflanze. $g_{erg.}$ bedeutet die Zahl, bei der die abgedorrten Blätter durch Berechnung ihres Gewichtes mitgezählt sind.

[1]) Die Arbeit wäre beinahe durch Militärdienst verhindert worden, indem die gespannte politische Lage im Frühjahr 1915 ein wiederholtes Hinausschieben der Entlassung unseres Truppenkörpers vom Ablösungsdienst im Tessin bedingte zu der Zeit, als die großen angelegten Sonnenblumenfelder ihre Entwicklung begannen.

Unter Stengelfläche S verstehen wir den Inhalt der Scheibenfläche eines Stengelquerschnittes in Quadratmillimetern ausgedrückt.

Unter Leitungsfläche L verstehen wir die Summe der Querflächen aller Gefäße auf einem Stengelquerschnitt in Quadratmillimetern.

Unter Holzfläche H verstehen wir die Summe der Querflächen aller Holzelemente auf dem Stengelquerschnitt in Quadratmillimetern.

Unter Bastfläche B verstehen wir die Summe der Querflächen aller Bastelemente auf dem Stengelquerschnitt in Quadratmillimetern.

Das Verhältnis des Blattrockengewichts zur Transpirationsfläche $\frac{g}{T}$ gibt in Grammen an, wieviel ein Blattausschnitt von 1 dm^2 Oberfläche nach der Trocknung wiegt.

Das Verhältnis der Leitungsfläche zur Transpirationsfläche $\frac{L}{T}$ gibt an, wieviel Quadratmillimeter Gefäßquerschnitt auf je 1 dm^2 über der Stelle des Querschnitts gelegener und daher durch diese Leitungen versorgter Transpirationsfläche fallen.

Das Verhältnis $\frac{L}{T_{erg.}}$ gibt dasselbe an unter Zugrundelegung der durch Hinzurechnen der abgedorrten Blätter ergänzten Transpirationsfläche.

Das Verhältnis der Leitungsfläche im dritten Internodium zum Trockengewicht sämtlicher darüber gewachsener Blätter gibt an, wieviel Quadratmillimeter Leitungsfläche jedem Gramm Blatt-Trockensubstanz entsprechen.

Das Verhältnis der Leitungsfläche zur Stengelfläche $\frac{L}{S}$ gibt an, wieviel Prozente der Oberfläche des Stengelquerschnitts von Gefäßquerschnitten eingenommen werden.

Das Verhältnis der Leitungsfläche zur Holzfläche $\frac{L}{H}$ gibt an, wieviele Quadratmillimeter Querfläche von Gefäßen auf je 100 Quadratmillimeter Holzteil auf demselben Stengelquerschnitt entfallen.

Das Verhältnis der Holzfläche zur Stengelfläche $\frac{H}{S}$ gibt an, wieviel Prozente des Stengelquerschnittes vom Holz eingenommen werden.

Das Verhältnis der Bastfläche zur Holzfläche $\frac{B}{H}$ gibt an, wieviel Quadratmillimeter Bast auf je 100 Quadratmillimeter Querfläche des Holzes bei einem bestimmten Stengelquerschnitt entfallen.

J_3 bedeutet das dritte Internodium, wobei das Hypokotyl als erstes und der Abstand von den Kotyledonen zum ersten Blattpaar als zweites Internodium gezählt ist. Das dritte Internodium befindet sich also zwischen dem ersten und dem zweiten Blattpaar.

J_6, J_9, J_{12} bedeuten wörtlich das sechste, das neunte, das zwölfte usw. Internodium. Da aber nur die untersten Blätter paarweise auftreten, die späteren hingegen unregelmäßig, meist einzeln, aber auch zu zweien, zu dreien oder mit abwechselnd ganz langen und ganz kurzen Zwischenräumen, so lassen sich keine gleichwertigen Internodien abzählen. Die Stengelquerschnitte wurden daher in gewissen Intervallen ohne Blattabzählen genommen, aber doch mit den fortlaufenden Zeichen J_6, J_9, J_{12}, J_{15} usw. von unten nach oben bezeichnet.

Versuchsanordnung und Methodik.

Um eine reiche Auswahl an Material zu erhalten, wurden gegen 1000 Sonnenblumen gesteckt, teils im Freiland, teils in Töpfen. Letztere wurden aber auch in Freiland eingegraben belassen, um im ganzen möglichst normale Bedingungen zu erzielen.

Es befanden sich im Terrassengarten des Instituts sieben Beete voll, wovon fünf im freien Boden, zwei in 40 cm tiefen Trögen, die als Umfassungssimse der Terrasse angeordnet sind. Die Wachstumsverhältnisse in diesen 300 cm langen, 60 cm breiten Trögen nähern sich schon denen der Topfpflanzen, wenigstens was die Größenverhältnisse der Pflanzen anbetrifft. Sodann waren im Garten noch drei große Beete angepflanzt, in jedem drei Reihen, die man also mit VIII, IX, X A, B und C bezeichnen kann. Die sieben Terrassenbeete sowie die Reihe VIII A waren am 17. April 1915 bepflanzt worden, die Reihen VIII B und C sowie Beet IX am 17. Mai. Beet X beherbergte eine Menge Töpfe mit Pflanzen, die am 1. Juni gesteckt waren, sowie frei gepflanzte vom 26. Juni.

Von diesen Pflanzen wuchs eine große Zahl normal auf, andere wurden besonderen Bedingungen unterworfen.

Ein Teil des Beetes IX wurde mit Holzlatten eingeschalt, um eine Serie Pflanzen im Schatten aufzuziehen.

Ein Teil des Beetes VIII wurde stark begossen, damit die Pflanzen einen Überschuß von Wasser haben sollten.

Eine Anzahl Töpfe wurden zweimal wöchentlich mit je 200 ccm normaler Kochsalzlösung begossen, eine andere Serie mit ebensoviel halbnormaler Lösung.

Eine Anzahl Töpfe wurde für kürzere oder längere Zeit ins Dunkle gestellt, um ihre Verhältnisse bei größerem Lichtmangel als in der bloßen Schattenkammer zu studieren. Im vollständig dunkeln Kasten — das sei hier vorweggenommen — wuchsen die Pflanzen gar nicht mehr, sondern verfaulten durchweg.

Von den beiden Simsbeeten wurde das eine normal behandelt, das andere dicht mit Brettern zugedeckt, damit keine Niederschläge hineingelangen sollten.

Eine Serie Pflanzen wurde ihrer Blätter beraubt, eine andere Serie des Kopfes.

Eine letzte Serie wurde zum Teil periodischen, zum Teil dauernden Zwangsbiegungen ausgesetzt.

Zur Behandlung wurden jede Woche von jeder Serie eine oder mehrere Pflanzen genommen. Die Pflanze wurde sorgfältig ausgerissen, die Wurzeln gewaschen und getrocknet. Alle Internodien wurden gemessen und notiert. Als erstes Internodium wurde die Strecke vom Boden, d. h. der Stelle, wo der Stengel die Erde verläßt, direkt über den hauptsächlichsten Nebenwurzeln, bis zu den Kotyledonen gerechnet. Die Kotyledonen haften ziemlich lange am Stengel, fallen dann ab; die Anwuchsstelle ist jedoch immer leicht zu konstatieren, da die Narben stets sichtbar bleiben. Das zweite Internodium wurde von den Kotyledonen bis zum ersten Blattpaar gemessen, das dritte vom ersten zum zweiten Blattpaar. Nachher gehen die Maße von Blatt zu Blatt, da die oberen Blätter einzeln, nicht mehr paarweise stehen. Manchmal gibt es nur drei Blattpaare und von da an einzelne Blätter, meist aber vier und fünf Paare, selten mehr. Im oberen Teile des Stengels kommen hie und da zufällig zwei und auch drei Blätter in derselben Höhe vor. Es gibt auch Blätter, die sich bis auf ein bis zwei Zentimeter nähern, also fast paarweise auftreten. Die Internodien werden dadurch ungleichwertig und lassen sich nicht mehr vergleichbar abzählen.

Von jedem einzelnen Blatte wurde sodann die Oberfläche in Quadratzentimetern berechnet. Es geschah dies durch Ausmessen mit dem Amslerschen Polarplanimeter. Dadurch erhält man nicht nur die gesamte Blattoberfläche der Pflanze, die Transpirationsfläche, sondern auch diejenige jedes einzelnen Blattes bei seinem zugehörigen Internodium; so läßt sich für jede Höhenquote der Pflanze berechnen, wieviel Transpirationsfläche noch über der betreffenden Stelle sich befindet, was von besonderer Wichtigkeit ist, wie wir weiter unten sehen werden.

Vom Stengel wurden Stücke aus den verschiedenen Höhen herausgeschnitten und zu weiterer Untersuchung in Alkohol aufbewahrt. Es wurde dazu das dritte Internodium genommen, also jenes zwischen dem ersten und zweiten Blattpaar, sodann das sechste Internodium zwischen dem vierten und fünften Blatt-

paar, insofern jene noch paarweise vorkamen, sonst je nach der Konfiguration des Stengels der Teil zwischen achtem und neuntem, zwischen neuntem und zehntem oder zehntem und elftem Blatt. In ähnlichen Abständen wurden weitere Stengelstücke herausgeschnitten und aufbewahrt.

Blätter und Wurzeln wurden zum Trocknen ausgelegt und nach völliger Trocknung der Blätter wurde ihr Gewicht bestimmt, indem sie in vorgewogene Papiersäcke gestopft und mit diesen gewogen wurden. Die Wurzeln wurden in Pfahlwurzel und Nebenwurzeln getrennt und ebenfalls gewogen. Da die Blätter einigermaßen hygroskopisch sind und bei feuchter Witterung nicht gleich stark austrocknen wie bei trocken heißer, so wurden sämtliche Säcke im Winter nochmals einer vierzehntägigen Trocknung bei ungefähr 30° C unterworfen und wiederum gewogen.

Auf diese Weise erhält man die Summe der Trockensubstanzgewichte der Blätter sowie die Transpirationsfläche und kann deren Verhältnis studieren.

Eine weitere Verarbeitung erheischen die Stengelstücke (auch einige Blattstiele und Mittelrippen wurden verarbeitet). Von jedem der rund 1000 Stücke wurden Querschnitte hergestellt. Es wurde dazu das Handmikrotom verwendet. Die Schnitte wurden dann gefärbt und fixiert. Zum Färben wurden Haematoxylin, Chlorzinkjod und Safranin verwendet. Von manchen Pflanzen wurden Schnitte in allen drei Arten hergestellt, von anderen Haematoxylin- und Chlorzinkjod-Schnitte, von wieder anderen nur Safranin-Schnitte. Die letzteren wurden in Kanadabalsam eingebettet als Dauerpräparate. Diejenigen in Chlorzinkjod verlangten keine weiteren Zugaben. Die Haematoxylin-Färbungen wurden in Glyzerin eingebettet und teilweise in Glyzeringelatine fixiert. Bei allen Färbungen lassen sich die Holzelemente schön erkennen. So konnte die Wahl vorgenommen werden, je nachdem es Dauerpräparate werden sollten oder nur solche zur Auszählung der Elemente und besonders nach der Eignung zum Photographieren. Hiezu eignen sich die Haematoxylinpräparate am besten. In diesen ist das Protoplasma und die Stärke durch die Behandlung mit Javelle entfernt, die Photographien werden klar und deutlich. Da der Zellinhalt beim Chlorzinkjodverfahren nicht vorbehandelt wird, erscheint er störend auf den Photographien und ist deswegen dieses Verfahren nicht so günstig.

Es wurden zweierlei Photographien hergestellt, einerseits Gesamtbilder der Schnitte in fünffacher Vergrößerung, anderseits Detailbilder von einzelnen Bündeln oder Bündelserien in 37facher Vergrößerung. Es zeigen sich hauptsächlich zwei Kategorien Bündelformen; von jeder Kategorie mußte dann mindestens eines genau ausgezählt und die Zahl der Gefäße sodann auf die Gesamtzahl der Bündel berechnet werden.

Die Ausmessung der Gefäße wurde in der Regel so vorgenommen, daß ein einzelnes Bündel unter dem Mikroskop in den Photographenapparat kam. Auf der Mattscheibe bei 93facher Vergrößerung fand die direkte Messung der Gefäßdurchmesser

statt. Die Gefäße wurden in drei bis vier Größenkategorien getrennt und von jeder Kategorie die genaue Anzahl bestimmt. Bei den meisten Pflanzen eigneten sich am besten die Durchmesserzahlen von 3, 5 und 8 mm für die Gruppen der kleinen, mittleren und großen Gefäße. Bei großen Pflanzen kam noch eine Gruppe von 10 mm Durchmesser dazu. Bei andern Pflanzen zeigte sich die Notwendigkeit, die Größenkategorien etwas anders zu wählen mit 2, 4 und 6 mm oder mit 3, 5, 7 und 9 mm, bei kleinen Pflanzen mit 2 und 5 mm oder mit 2, 3 und 5 mm.

Diese Größenzahlen sind bei 93facher Vergrößerung genommen[1]) und entsprechen folgenden wirklichen Größen der Gefäßdurchmesser, deren Berechnung mit Hilfe der Crellschen Rechnungstabellen vorgenommen wurde:

$$2 = 22\ \mu,\ 3 = 33\ \mu,\ 4 = 44\ \mu,\ 5 = 54\ \mu,\ 6 = 65\ \mu,\ 7 = 76\ \mu,\ 8 = 87\ \mu,\ 9 = 97\ \mu,\ 10 = 107\ \mu.$$

Außer diesen mittleren Zahlen wurden jeweilen die Maximaldurchmesser gemessen. Für jeden Schnitt wurde sowohl die Gesamtzahl der Gefäße als auch die Gefäßzahl jeder einzelnen Größenkategorie ermittelt. Aus den Durchmessern wurde die Oberfläche der Leitungselemente berechnet.

Die Oberfläche der Holz- und Bastelemente auf den Schnitten, die wir mit Querfläche bezeichnen wollen, wurde folgendermaßen bestimmt: Die Photographie oder das Bild auf der Mattscheibe wurde mit durchsichtigem Papier bedeckt, das in Millimetereinteilung quadriert war. Auf diese Weise konnten die Quadratmillimeter der gewünschten Elemente direkt ausgezählt werden. Bei reichlicher Holzbildung konnte die Auszählung durch die direkte Messung mit dem Amslerschen Polarplanimeter ersetzt werden. Bei ganz großen Stengelquerschnitten wurde jeweilen nur die Ausmessung eines Viertelschnittes vorgenommen.

Normale Pflanzen.

Normale Pflanzen kann man die nennen, welchen man keine plagende Behandlung angedeihen läßt. Sie stehen also unter natürlichen Bedingungen. Doch gerade diese variieren ziemlich stark und es kommt das bei diesen Pflanzen mehr zur Geltung als bei jenen, die sich infolge eines Eingriffs in ihre Bedingungen speziell gegen den stark veränderten Faktor einzustellen haben. Bei den normalen kommt es auf die Stellung im Beete in größerem Maße an. Die Lichtunterschiede, welche eine bedeutende Rolle bei *Helianthus* spielen, sind naturgemäß ziemlich groß zwischen Pflanzen, die im Innern eines Beetes stehen und solchen, die am Nordrand oder am Südrand oder an einem anderen Rand stehen. Die Innern werden eine gewisse Neigung gegen die Schatten-

[1]) Nur die letzten Messungen konnten mit der neuen Einrichtung des Institutes, Projektion der Präparate auf einen quadrierten Schirm mit einer 500fachen Vergrößerung, vorgenommen werden.

pflanzen zeigen, dies um so mehr, je dichter die Anpflanzung ist (Zahlen dafür sind im Abschnitt über Schattenpflanzen aufgeführt). Ferner macht sich die Wurzelkonkurrenz sehr bemerkbar. Während mehrere Beete nebeneinander ungefähr gleich kräftige Pflanzen zeigten, war die letzte Reihe des letzten Beetes, die an offenes, unbebautes Feld grenzte, ganz bedeutend stärker entwickelt und brachte um ein Vielfaches größere Blüten hervor.

Auch die Zeit der Hauptentwickelung hat verschiedenen Einfluß, indem z. B. 100 cm² Transpirationsfläche im April viel weniger leisten als dieselbe Fläche im Juli. Die Geschwindigkeit der Entwickelung ist daher bei den erst im Sommer gesteckten Exemplaren eine ganz andere als bei den im Frühling gezogenen.

Große Unterschiede sind der innern Konstitution zuzuschreiben. Zwischen den gleichmäßig großen Pflanzen, die im Durchschnitt einen Stengeldurchmesser von 20—30 mm haben, stehen vollständig zurückgebliebene, magere Stengelchen von 8 bis hinunter auf 2 mm Durchmesser, letzteres Pflänzchen z. B. bei 19 cm Höhe im Alter von 87 Tagen (Nr. 181).

Erstes Beispiel.

Pflanze Nr. 28.

Gesteckt am 17. Mai 1915, am 26. Juli verarbeitet im Alter von 70 Tagen.

Höhe der Pflanze 175 cm.

Sie blüht noch nicht.

Blatt Nr.	Blattoberfläche cm²	Internodienlänge cm	Bemerkungen
		2	= Hypokotyl
1	—		
2	—	12	
3	—		
4	—	14	= J_3 Schnitt.
5	120		
6	90	9	
7	160		
8	180	11	
9	300		
10	250	12	= J_6 Schnitt.
11	250	6	
12	340	3	
13	450	4	
14	450	6	
15	450	7	
16	410	3	
17	340	7	= J_9 Schnitt.
18	450	4	
19	470	5	
20	470	6	
21	500	5	
22	500	3	

Blatt Nr.	Blattoberfläche cm²	Internodienlänge cm	Bemerkungen
23	500	**6**	= J_{12} Schnitt.
24	500	6	
25	470	5	
26	450	6	
27	400	**6**	= J_{15} Schnitt.
28	380	2	
29	300	—	
30	420	8	
31	260	4	
32	230	3	
33	200		
34	140		
35	130		
36	110		
37	70	} 10	
38	60		
39	40		
40	30		
40 Blätter	10 870 cm²	175 cm Höhe	

Am 31. Juli 1915 gewogen:

Summe der Blätter wiegt 66,30 g.
Ganze Wurzel 96,95 g.
Davon Pfahlwurzel 76,20 g.
Davon Nebenwurzel 20,75 g.

Nach starkem Trocknen zeigten die Blätter keine Gewichtsverminderung.

Abgedorrt nur 4 Blätter.

Höhe des ersten (= 5.) Blattes 37 cm über dem Boden.
Größe des ersten Blattes 120 cm².
Höhe der größten Blätter 116—131 cm.

J	Höhe des Schnittes über dem Boden cm	Über dem Schnitt befindliche Transpirationsfläche T cm²	Stengelfläche S mm²	Leitungsfläche L mm²	Holzfläche H mm²	Bastfläche B mm²
3	21	10870	800	18,07	221,0	2,9
6	55	10320	672	13,36	95,2	8,6
9	93	7420	480	8,11	50,2	13,6
12	122	4690	364	5,67	36,8	14,2
15	145	2770	264	4,86	24,0	—

J	$\frac{L}{T}$	$\frac{L}{H}$ %	$\frac{L}{S}$ %	Maximaler Gefäß-durchmesser μ	$\frac{H}{S}$ %	$\frac{B}{H}$ %
3	0,17	8	2,2	124	28	1
6	0,13	14	2,0	113	14	9
9	0,11	16	1,7	107	11	27
12	0,12	16	1,6	120	10	39
15	0,18	20	1,8	103	9	—

Anzahl der Gefäße bei J_3: 780 von Größe 2, 1000 Vierer, 2100 Siebner, 750 Zehner.

Bemerkungen zur Pflanze Nr. 28, am 26. Juni geschnitten.

Die Pflanze ist 175 cm hoch, bis weit hinunter beblättert. Nur die 4 untersten Blätter sind abgedorrt. Das fünfte, nun unterste Blatt, hat eine Oberfläche von 120 cm² und steht 37 cm über dem Boden. Die 4 größten Blätter, die je 500 cm² Oberfläche messen, befinden sich in einer Höhe von 116—131 cm über dem Boden, also in etwa $^2/_3$ Höhe der Pflanze. Diese großen Blätter waren gleich breit wie lang, nämlich 30 zu 30 cm. Das erste Internodium, als welches das Hypokotyl gezählt wird, mißt nur 2 cm, von dort zum ersten Blattpaar ist es 12 cm, das dritte Internodium vom ersten zum zweiten Blattpaar, von dem jeweilen ein Stengelstück konserviert wurde für die anatomischen Schnitte, mißt 14 cm. Es folgen Internodien von 9, 11 und 12 cm. Von da an treten die Blätter nicht mehr paarweise auf, sondern einzeln in Zwischenräumen von 6, 3, 4, 6, 7, 3, 7 usw. cm. Gegen die Spitze drängen sich die noch im Wachstum begriffenen Blätter, so daß man die kurzen Internodienstückchen besser in eine Zahl zusammenfaßt, es sind 10 cm vom 32. Blatt bis zur Endrosette.

Die Summe der Oberflächen der Blätter beträgt 10 870 cm², das Gesamtgewicht der getrockneten Blätter 66,30 g. Es ist somit das Verhältnis des Gewichtes zu je 100 cm² Blattoberfläche 0,61. Es enthält also je ein Blattstück, das 100 cm² Oberfläche aufweist, 0,61 g Trockensubstanz.

Anatomie des Stengels.

Zur Untersuchung dieser Pflanze wurden 5 Stengelstücke genommen; das erste im Internodium drei zwischen den Blattpaaren 1/2 und 3/4, das zweite im Internodium 6 zwischen den Blattpaaren 7/8 und 9/10 in einer Bodenhöhe von 55 cm, das dritte zwischen Blatt 16 und 17 in einer Höhe von 93 cm, das vierte zwischen Blatt 22 und 23 bei 122 cm Höhe und das fünfte zwischen Blatt 26 und 27 in 145 cm Höhe. In diesen Stengelstücken wurden Querschnitte gemacht. Die Oberflächen dieser Stengelquerschnitte an den fünf genannten Stellen wurden vermessen und betragen von unten nach oben aufgezählt:

800 mm², 672 mm², 480 mm², 364 mm², 264 mm².

Auf den vergrößerten Bildern dieser mehr oder weniger kreisrunden Scheiben wurden die einzelnen Elemente gemessen und gezählt, nämlich die Holzfläche, die Bastfläche, die Leitungsfläche.

Aus der obigen Tabelle (S. 10) geht hervor:

Die Holzfläche in den verschiedenen Scheiben beträgt resp.:

221,0 mm², 95,2 mm², 50,2 mm², 36,8 mm², 24,0 mm²

oder in Prozenten der Stengelfläche ausgedrückt:

27,6 %, 14,2 %, 10,5 %, 10,1 %, 9,1 %.

Die Holzfläche nimmt also nicht nur absolut von unten nach oben ab, sondern auch in starkem Maße relativ im Verhältnis zum Stengelquerschnitt.

Die Bastfläche dagegen beträgt:

2,9 mm², 8,6 mm², 13,6 mm², 14,2 mm².

Sie nimmt also absolut von unten nach oben stark zu.

In Prozenten der Holzfläche beträgt die Bastfläche:

1 %, 9 %, 27 %, 39 %.

Sie nimmt also relativ zur Holzfläche in erhöhtem Maße zu.

Die Leitungsfläche, also die Summe aller Gefäßquerschnitte, beträgt an den fünf genannten Scheiben:

17,97 mm², 13,36 mm², 8,11 mm², 5,67 mm², 4,86 mm².

Die 17,97 mm² Leitfläche bei J_3 setzt sich zusammen aus 780 Gefäßen der Größenordnung 2 (22 μ), 1000 Gefäßen der Größenordnung 4 (44 μ), 2100 Siebnern (76 μ) und 750 Zehnern (107 μ Durchmesser). Das größte Gefäß mißt 124 μ Durchmesser.

Durch diese Querschnitte muß also die Wasserversorgung sämtlicher jeweilen über der betreffenden Stelle des Stengels vorhandenen Blätter gehen.

Die Summe der Transpirationsflächen über den gemessenen Querschnitten ergeben:

10 870 cm², 10 320 cm², 7420 cm², 4690 cm², 2770 cm².

Die unterste Zahl ist auf ungefähr 11 100 zu erhöhen, wenn man bedenkt, daß zwei Blätter verdorrt und abgefallen sind, die aber zu ihren Lebzeiten auch durch die gemessene Leitungsfläche versorgt worden sind. Die anderen zwei abgedorrten Blätter dagegen befanden sich unterhalb der Schnittstelle, sind also nicht mehr durch die in diesem Schnitt gemessene Leitungsfläche versorgt worden.

Berechnet man die Leitungsfläche, die auf je 100 cm² versorgter Blattoberfläche entfällt, so erhält man:

0,17 mm², 0,13 mm², 0,11 mm², 0,12 mm², 0,18 mm².

Es herrscht also in dieser Hinsicht von unten bis oben eine gewisse Gleichmäßigkeit, die in diesem Exemplar zwar nicht so ausgesprochen ist wie in manchem andern.

Die Größe der Leitungsfläche nimmt nicht nur absolut nach oben ab, sondern auch relativ zur Stengelfläche; so beträgt $\frac{L}{S}$ in Prozenten:

2,2 %, 2,0 %, 1,7 %, 1,6 %, 1,8 %.

Der oberste Schnitt weist jeweilen eine Anomalie auf. Das kann vielleicht daher kommen, daß dort der Stengel noch in starkem Wachstum begriffen ist, besonders bei den Pflanzen, die wie diese geschnitten wurden, lange bevor sie vollständig ausgewachsen sind.

Gegen die von unten nach oben stark abnehmende Holzfläche ins Verhältnis gesetzt, beträgt die Leitungsfläche in Prozenten der Holzfläche:

8 %, 14 %, 16 %, 16 %, 20 %.

Die größten Gefäße befinden sich im unteren Teile der Pflanze auf der Innenseite (dem Mark zugekehrten Seite) der Bündel, sie rücken in den oberen Pflanzenteilen immer mehr nach außen.

Der Durchmesser der größten Gefäße im jeweiligen Durchschnitt beträgt resp.:

124 μ, 113 μ, 107 μ, 120 μ, 103 μ.

Die Größe nimmt also von unten nach oben ab. Dieser Unterschied kann wohl mit einer ungleichen Wasserleitungsgeschwindigkeit im oberen und unteren Stengelteil im Zusammenhang stehen.

Zweites Beispiel.

Es möge als weiteres Beispiel eine ganz große Pflanze des Sommers 1916 aufgeführt werden:

Pflanze Nr. 436.
Gesteckt am 15. April 1916, verarbeitet am 26. August im Alter von 133 Tagen.
Höhe der Pflanze 212 cm.
Blüte von 21 cm Durchmesser.

Blatt Nr.	Blattoberfläche cm²	Internodienlänge cm	Bemerkungen
		3	
1/2	—	4	
3/4	—	5	= J_3 Schnitt, Umfang 14,2 cm.
5/6	—	7	
7/8	—	7	
9	—	4	= J_6 Schnitt, Umfang 15,5 cm = Max. Umfang.
10	—	4	
11	—	1	
12	—	3	
13	—	4	
14	—	4	

Blatt Nr.	Blatt-oberfläche cm^2	Internodien-länge cm	Bemerkungen
15	—	6	
16	—	2	
17	550	2	
18	530	6	
19	530	3	
20	550	2	
21	550	4	
22	550	2	
23	550	3	= J_9 Schnitt, Umfang 13,0 cm.
24	500	4	
25	650	3	
26	600	2	
27	600	6	
28	750	3	
29	600	2	
30	700	4	
31	700	4	
32	750	5	
33	600	4	
34	600	3	
35	600	5	
36	750	3	
37	600	4	= J_{12} Schnitt, Umfang 10,5 cm.
38	800	6	
39	700	2	
40	700	6	
41	850	3	
42	600	3	
43	600	6	
44	850	4	
45	600	5	
46	850	5	
47	600	3	= J_{15} Schnitt, Umfang 8,7 cm.
48	600	8	
49	700	3	
50	500	7	
51	400	—	
52	310	—	
53	150	11	= J_{18} Schnitt, Umfang 7,0 cm.
54	150	6	
55	80	6	
55 Blätter	22 850 cm^2	212 cm	
19 ,,	1 000 ,,	88 ,,	Seitenzweig aus der dritten Blattachsel.
	23 850 cm^2		

Nach starkem Trocknen wiegt die Summe der Blätter 186,06 g.

16 Blätter sind abgedorrt.

Höhe des ersten (= 17.) Blattes 56 cm.

Größe des ersten (= 17.) Blattes 550 cm^2.

Die größte Dicke des Stengels liegt bei J_6 in 30 cm Höhe, in $^1/_7$ der Gesamthöhe der Pflanze.

Höhe der größten Blätter 145—171 cm, etwas über $^2/_3$ der Gesamthöhe.

Auf 100 cm² Blattoberfläche entfallen 0,78 g Blatt-Trockengewicht.

Es ist das mehr als der Durchschnitt. Die größten Pflanzen zeigen meist eine Zahl über dem Durchschnitt. Es dürfte das daher kommen, daß sie sehr große Blätter tragen, die kräftiger gebaut sein müssen, besonders sehr starke Nerven haben müssen, um sich bei Wind und Wetter zu halten.

J	Höhe des Schnittes über dem Boden cm	Über dem Schnitt befindliche Transpirationsfläche T cm²	Ergänzte Transpirationsfläche $T_{erg.}$ cm²	Stengelfläche S mm²	Leitungsfläche L mm²	Holzfläche H mm²	Bastfläche B mm²
3	12	23 850	29 000	1200	37,9	560	8
6	38	22 850	26 000	1650	25,6	448	17
9	71	20 140		1280	15,5	208	18
12	128	10 590		680	8,9	98	29
15	168	4 340		512	3,7	46	19
18	200	380		324	2,0	19	14

J	$\frac{L}{T}$	$\frac{L}{T_{erg.}}$	$\frac{L}{H}$ %	$\frac{L}{S}$ %	Maximaler Gefäßdurchmesser μ	$\frac{H}{S}$ %	$\frac{B}{H}$ %
3	0,16	0,13	7	3,1	138	46	1,4
6	0,11	0,10	6	1,6	118	27	4
9	0,08		8	1,2	118	16	8
12	0,09		9	1,3	107	14	29
15	0,09		9	0,7	80	9	40
18	0,53		10	0,6	62	6	74

Also: fortschreitende Abnahme der $\frac{L}{S}$ von unten nach oben, schwache Zunahme der $\frac{L}{H}$, starke Abnahme des Holzes und umgekehrt starke Zunahme des Bastes im Verhältnis zur Stengelfläche. Die sehr hohe Zahl $\frac{L}{T}$ bei J_{18} läßt sich damit erklären, daß nur noch ganz wenig Blattmaterial darüber zu versorgen ist (also kleines T), jedoch die schon entwickelte, in T nicht enthaltene, große Blüte.

Ähnlich wie diese ausführlich besprochenen verhalten sich die übrigen normalen Pflanzen. Die Höhen betragen ein bis drei Meter, bei Topf- und Trogpflanzen bleibt die Höhe fast immer

unter einem Meter, meist 40—90 cm, einzelne Exemplare messen 120 cm. Entsprechend bewegt sich auch die Stengeldicke und damit die Querschnittfläche von 26 mm² bei einer kleinen Topfpflanze bis zu den dicksten mit 1650 mm². Die Transpirationsfläche T, die immer nur einfach gerechnet wird, also nur die Summe der Oberseiten der Blätter ohne Berechnung der Unterseiten, variiert bei ausgewachsenen Exemplaren von 2000 bis 24 000 cm², bei den Topfpflanzen von 200 bis 2000 cm².

Das Trockengewicht der Blätter auf 100 cm² berechnet, beträgt durchschnittlich 0,5—0,8 g (aus 15 Exemplaren), bei den ausführlich behandelten Exemplaren z. B. 0,60 g und 0,78 g, und zwar trifft dies auch für die Topfpflanzen zu (aus 20 Exemplaren).

Das Verhältnis der Leitfläche zur Transpirationsfläche ist im Durchschnitt etwas größer als bei den angeführten Beispielen, nämlich von unten nach oben:

0,21, 0,21, 0,16, 0,13, 0,17;

bei den erst im Sommer gesteckten Pflanzen jedoch geringer, z. B. 0,14—0,12.

Es entfallen auf ein Gramm Blatt-Trockengewicht 0,3 mm² Leitelemente des Stengels. Die Leitelemente betragen durchschnittlich von unten bis oben 2,6—1,5 % des Stengelquerschnitts.

Die größten Gefäße betragen von unten nach oben durchschnittlich im Freien:

114 μ, 120 μ, 105 μ, 100 μ, 60 μ,

mit einem absoluten Maximum von 138 μ; im Topf allerdings nur

86 μ, 82 μ, 60 μ, das größte gemessene 113 μ.

Gruppieren wir die Gefäße bei J_3 in Größenkategorien, so gehören die meisten in der Regel zu den „kleinen", die zweitmeisten zu den „mittleren", die wenigsten zu den „großen" Gefäßen. Das junge Pflänzchen Nr. 18 hat 590 „kleine" Gefäße (Größe 3 = 33 μ Durchmesser), 220 „mittlere" (54 μ), 150 „große" (87 μ) und 120 größte (107 μ); die etwas ältere Pflanze Nr. 24 hat 900 Stück von 33 μ, 450 von 54 μ und 170 von 87 μ; die größte Pflanze von 1915 Nr. 303 hat 11 500 Gefäße von 33 μ Durchmesser, 10 850 von 65 μ, 4130 von 87 μ und 190 von 107 μ; eine Topfpflanze z. B. 840 von 33 μ, 420 von 54 μ und 80 von 76 μ.

Der Holzkörper einer großen erwachsenen Helianthuspflanze enthält also im untern Teil auf dem Querschnitt rund 25—30 000 Gefäße.

Drücken wir die Leitelemente in Prozenten der Holzelemente aus, so steigt das Durchschnittsverhältnis von unten nach oben von 9 bis 22 %; bei jungen Pflanzen, die noch nicht so stark verholzt sind, besteht auch unten schon ein Prozentsatz von 14.

Das Holzgewebe nimmt von unten nach oben rasch ab, auch relativ zur Stengelfläche. Der Holzanteil sinkt bei den normalen Pflanzen im Durchschnitt von 24 % auf 14 % auf 12 % auf 9 %,

bei den Topfpflanzen erreicht das Holz unten keine so starke Entwicklung, nur etwa 20 % durchschnittlich; dieselbe Zahl weisen die Sommerpflanzen im Freien auf.

Der Bast steigt von unten nach oben relativ und sogar absolut; erst gegen die dünne Spitze sinkt die absolute Zahl, nimmt aber im Verhältnis zum Stengelquerschnitt auch weiter zu und besonders im Verhältnis zum Holz in hohem Maße von 2 % auf 20 % auf 60 %. Bei den Topfpflanzen beginnt das Verhältnis $\frac{B}{H}$ unten schon mit 9 %, um dann ebenfalls auf 20 % und 60 % zu steigen. Es weist dies darauf hin, daß die Pflanze im unteren Teil mehr Standfestigkeit benötigt, im oberen Teil mehr Biegungsfestigkeit.

Blattstiel.

Das deutlichste, fehlerquellenloseste Verhältnis zwischen Leitungs- und Transpirationsfläche ist beim Blattstiel zu erwarten, da dort die sonst sehr variable Transpirationsfläche nur durch das vorhandene Blatt gebildet wird. Es wurden daher bei einer Reihe von Pflanzen auch Blattstiele analysiert, meist an der Basis und am Spreitenanfang, sowie die Mittelrippen im Blatt. Es seien die Zahlen der Blattstiele der oben ausführlich mitgeteilten Pflanze Nr. 436 aufgeführt.

Blatt Nr.	Höhe über dem Boden cm	Lage des Schnittes	Transpirationsfläche T cm²	Stielfläche S mm²	Leitungsfläche L mm²	Holzfläche H mm²
21	71	Basis	550	152	0,66	4,0
21		oben	550	52	0,66	2,5
40	145	Basis	850	184	0,75	4,8
40		oben	850	80	0,80	3,6
40		Mittelrippe	—	24	0,31	1,2
52	189	Stielmitte	150	17	0,20	0,9
52		Mittelrippe	—	4	0,04	0,14

		$\frac{L}{T}$	$\frac{L}{S}$	$\frac{L}{H}$	Maximaler Gefäßdurchmesser μ	$\frac{H}{S}$
21	Basis	0,12	0,4	16	87	3
21	oben	0,12	1,3	26	87	5
40	Basis	0,09	0,4	16	87	3
40	oben	0,10	1,0	22	87	5
40	Mittelrippe	—	1,3	24	87	5
52	Stielmitte	0,13	1,2	22	62	5
52	Mittelrippe	—	1,0	29	50	4

Es zeigt sich, daß die Verhältnisse ganz ähnliche sind wie im Pflanzenstengel. Leitungsfläche zu Transpirationsfläche bleiben im Verlauf des Stieles gleich oder fast gleich, wie zu erwarten war, und die Zahlen bewegen sich von 0,09 bis 0,13, ganz ähnlich wie beim Hauptstengel. Dasselbe zeigt sich auch bei andern Pflanzen.

Die Leitungsfläche bleibt durch den Stiel dieselbe, um sich im Blatt dann zu verteilen und in der Mittelrippe naturgemäß rasch abzunehmen. Sehr große Zahlen weist die Stielfläche an der Blattbasis auf. Es rührt dies von der starken Verbreiterung her, die dieser etwas stengelumfassende Blattstiel annimmt. Die Zahl und Größe der Leitelemente bleibt aber gleich, daher wird dann das Verhältnis $\frac{L}{S}$ so klein. Bei den beiden oberen Blättern ist der maximale Gefäßdurchmesser von 87 und 62 derselbe wie sie der Stengel in jener Höhe zeigt, beim unteren Blattstiel jedoch 87, während dort die größten Gefäße des Stengels 118 messen. Die größten zweigen also nicht ins Blatt ab.

Zahl der Spaltöffnungen.

(Über die Methodik siehe Seite 58.)

Das Blatt 21 zählte auf seiner Oberseite bei je 10 Zählungen 6—12 Spaltöffnungen auf $^1/_{22}$ mm² oder durchschnittlich 170 auf einen Quadratmillimeter, auf der Unterseite 7—15 auf dem projizierten Quadrat, das $^1/_{22}$ mm² darstellt, durchschnittlich 10,2, das ergibt 220 auf den Quadratmillimeter; das Blatt 40 nach derselben Zählmethode 240 auf 1 mm² der Oberseite, 330 der Unterseite; das Blatt 50 deren 220 resp. 350. Weiteres über diesen Gegenstand findet sich im Kapitel der Verdunstungsversuche.

Stengeldicke.

Der Stengel nimmt naturgemäß im allgemeinen von unten nach oben an Mächtigkeit ab. Die dickste Stelle ist jedoch nicht am Grunde, wie man erwarten könnte, sondern in einer gewissen Höhe. Es liegt diese Stelle meistens in $^1/_3$—$^1/_8$ der Gesamthöhe der Pflanzen. Diese Variationen im Dickenwachstum des Stengels sind mit dem Vorhandensein eines Niveaus von minimaler Ringbreite am Stamm der Bäume zu vergleichen. Jaccard[1]) hat dargetan, daß eine Zunahme der Ringfläche der Bäume in der Höhe der untersten dürren Äste stattfindet. Ganz analog verhält sich der *Helianthus*-Stengel. An einer Anzahl Schnittstücke von 1915 nachgeprüft zeigt sich, daß bald J_3, bald J_6 dicker ist, und zwar in 50 Fällen so auf die Pflanzengrößen verteilt, daß die dickere Stelle in $^1/_3$—$^1/_8$ der Gesamthöhe sich befindet, bei 12 Stücken weiter unten. Von einer Serie Pflanzen von 1916

[1]) Jaccard l. c. 1915, S. 326.

seien hier die genauen Dickenmessungen von 10 zu 10 cm in einer Tabelle aufgeführt. Von einer Verdickung am Wurzelansatz ausgehend wird der Stengel erst etwas dünner, um dann anzuschwellen und die dickste Stelle in $^1/_3$—$^1/_7$ der Höhe bei 30—60 cm über dem Boden zu erreichen mit Ausnahme von Nr. 8, das vom Boden an langsame Abnahme zeigt. Parallel der Stengeldicke geht auch das Vorkommen der größten Gefäße (siehe dort).

Variation des Stengeldurchmessers mit der Höhe über dem Boden.

Höhe über dem Boden cm	Nr. 1 200 cm hoch cm	Nr. 2 165 cm hoch cm	Nr. 3 200 cm hoch cm	Nr. 4 210 cm hoch cm	Nr. 5 190 cm hoch cm	Nr. 6 180 cm hoch cm	Nr. 7 200 cm hoch cm	Nr. 8 200 cm hoch cm
0	4,00	2,60	4,15	3,70	3,60	4,85	4,35	4,75
10	**3,80**	2,70	4,00	3,50	**3,50**	**4,75**	**4,35**	4,40
20	3,90	**2,60**	**3,95**	**3,25**	3,60	4,85	4,35	4,40
30	**3,95**	2,70	**4,00**	3,35	3,60	4,85	4,40	4,30
40	3,75	**2,75**	3,70	3,50	3,65	**4,90**	4,40	4,30
50	3,75	**2,75**	3,80	3,60	**3,70**	4,80	4,35	4,20
60	3,70	2,65	3,80	**3,70**	3,60	4,60	**4,60**	4,20
70	3,55	2,50	3,50	3,60	3,50	4,60	4,30	4,15
80	3,50	2,55	3,30	3,55	3,30	4,50	4,00	4,15
90	3,20	2,35	3,40	3,50	3,20	4,20	3,80	4,00
100	3,10	2,05	3,40	3,30	3,20	4,00	3,80	3,70
110								
120	2,95	1,80	3,00	3,15	2,90	3,70	3,50	3,40
130								
140	2,40	1,60	2,40	2,80	2,30	3,00	3,20	3,30
150								
160	2,15		2,10	2,30	2,05	2,70	2,70	2,90
170								
180	1,80			2,15	2,00			

Nr. 1—5 auf der Terrasse des Instituts gewachsen.
Nr. 6—8 im Garten des Instituts gewachsen.

Schattenpflanzen.

Durch Einkleiden mit Holzlattendecken wurde eine Pflanzenserie in Schatten versetzt. Etwas Sonne vermag naturgemäß durch die Lattenzwischenräume schon durchzudringen, aber die für die Pflanzen verwendbare Lichtmenge ist eine bedeutend geringere. Der Anteil des Lichtes wurde durch Lichtmessungen nach der Bunsen-Roscoe-Wiesner-Methode gemessen[1]. Es seien von den gemessenen Zahlen diejenigen eines Sonnentages und eines trüben Tages hergesetzt. Es wurde jeweilen das Licht über der Pflanze gemessen, also dasjenige, das den obersten Blättern zugute kommt, sodann das unter der ersten Blätterlage, unter den folgenden Blätterlagen und am Boden. Zum Vergleich wurden

[1]) Ausführlich dargestellt in: Rübel, Untersuchungen über das photochemische Klima des Berninahospizes. Lichtklimatische Studien I. Abh. (Vierteljahrsschrift der Naturf. Ges. Zürich, Jahrg. 53. 1908, S. 207—280.)

zur selben Zeit dieselben Messungen an Pflanzen im Freien vorgenommen, und zwar an Normalpflanze Nr. 180, die am Südrand eines Beetes wuchs, also sehr viel Licht erhielt und bei Normalpflanze Nr. 177, die im Innern desselben Beetes wuchs, bei deren unteren Lagen also noch der Schatten der Nebenpflanzen dazukam.

8. Juli 1915. Trüber Tag, Sonne 0[1]), Bewölkung 10[1]), vormittags $10^h 35$—$10^h 40$.

Lichtintensität	In der Schattenkammer Jg	Im Freien bei den normalen Pflanzen	
		Nr. 177 im Beetinnern Jg	Nr. 180 am sonnigen Südrand Jg
über den Pflanzen	140	270	270
unter der obersten Blätterlage . .	33	110	110
,, ,, zweiten ,, ...	33	65	110
,, ,, dritten ,, . . .	18	40	80
am Boden	27	80	110

Über den Pflanzen herrscht in der Schattenkammer also ziemlich genau halb soviel Licht wie im Freien, dies ist für uns die wichtigste Zahl. Was die übrigen Verhältnisse anbetrifft, so hängen sie stark ab von der Dichtigkeit der Pflanzen und der mehr oder weniger zufälligen Blätterkonfiguration am Meßorte zum momentanen Lichteinfall. Immerhin zeigt in den verschiedenen Lagen immer die Pflanze im Schattenbestand $^1/_2$—$^1/_3$ Lichtgenuß derjenigen im freien Bestand. Die Eckpflanze, die in ihren unteren Lagen freies seitliches Licht erhält, hat in jenen Lagen bis doppelt soviel Lichtgenuß als die im Innern des Bestandes, also gegenüber dem Schattenbestand zeitweise 3—4fachen Lichtgenuß. Da die Pflanzen in der Nähe des Bodens meist keine Blätter mehr tragen oder wenigstens nur kleine, so vermag seitlich etwas mehr Licht einzuströmen, als höher oben im dichtesten Blätterwald.

Die Verhältnisse eines Sonnentages sind die folgenden:

7. Juli 1915. Sonniger Tag, Sonne 4, Bewölkung 1, vormittags $9^h 30$—$9^h 40$.

Lichtintensität	In der Schattenkammer		Im Freien bei der Lichtpflanze Nr. 180		
	Jg	Jd	Jg	Jd	Js
über den Pflanzen	690	240	1000	410	590
unter der obersten Blätterlage . .	160		240		
,, ,, zweiten ,, . .	110		130		
,, ,, dritten ,, . .	80		130		
30 cm tiefer	53		160		
am Boden	40		160		

[1]) Nach der allgemein angewandten Skala der Meteorologen, Sonne 0—4: S_4 vollkommen freie Sonne, S_3 etwas verschleiert, S_2 Sonne noch sichtbar, aber

Die drei Zahlen Jg, Jd, Js im ganz Freien bedeuten das gesamte, das diffuse und das direkte Sonnenlicht in Bunsen-Roscoe-Einheiten. Die zwei Zahlen zu oberst in der Schattenkammer Jg, Jd bedeuten die Lichtmengen an zwei Stellen nebeneinander gemessen, wobei bei der einen die Sonne durch die Latten den Apparat berührte, bei der andern nicht. Die Pflanze genießt diese Werte nebeneinander, d. h. ein und dieselbe Stelle abwechselnd mit dem Gang der Sonne, im Durchschnitt also das Mittel daraus, das wiederum etwa der Hälfte des Lichtes im Freien entspricht. In den unteren Lagen herrscht wiederum in der Schattenkammer $^1/_2$—$^1/_4$ des Lichtes der freien Pflanze.

Naturgemäß wachsen diese Schattenpflanzen mehr in die Länge, die Internodien sind länger. Die Stengel bleiben im Dickenwachstum relativ zurück und bekommen wenig Festigkeit. Das Innere des Stengels ist meist hohl. Die Pflanzen sind sehr brüchig. Das Laub ist wohl entwickelt und dunkelgrün. Die Blütenbildung tritt später ein. Die Blätter sind leichter gebaut, dünner, wie dies ja bei Schattenblättern stets der Fall ist. Dadurch ist das Verhältnis des Gewichtes der getrockneten Blätter zu deren Oberfläche ein relativ kleines, durchschnittlich nur 0,40 g (Mittel von 12 Pflanzen) auf 100 cm^2 Oberfläche, während der Durchschnitt für normale Pflanzen bei 0,61 g liegt.

Die Transpirationsfläche der Schattenpflanzen läßt sich also nicht ohne weiteres mit derjenigen der freien Pflanzen vergleichen, da die Fläche auch noch durch andere Faktoren verändert ist. Trotz der durch den Lichtmangel erzeugten Vergrößerung der Blattoberfläche dürfte die Transpiration nicht nur relativ, sondern auch absolut eine geringere sein als bei entsprechenden normalen Pflanzen. In der Tat wird das Verhältnis von Leitungsfläche zu Transpirationsfläche klein; es beträgt meist 0,08—0,11 mm^2 auf 100 cm^2 Blattoberfläche, während normale Pflanzen gegen das Doppelte haben. Zu unterst und zu oberst an der Pflanze finden sich meist die größeren Zahlen, während die mittleren Partien ein schwach, aber deutlich ausgeprägtes Minimum zeigen.

Da die untersten Blätter der Pflanzen meist früh absterben, aber zur Zeit der Bildung der ersten Leitungsbahnen der unteren Partien doch vorhanden waren und daher mit auf diese Bildung eingewirkt haben, muß man stets versuchen, diese rechnungsweise hinzu zu ergänzen. Erst dadurch kann naturgemäß eine gewisse Regelmäßigkeit in das Verhältnis L zu T eintreten.

Es seien wiederum zwei Beispiele ausführlich mitgeteilt, eines aus der Vegetationsperiode 1915, das andere von 1916.

---

keinen Schatten mehr werfend, S_1 Sonne unsichtbar, aber Sonnengegend des Himmelsgewölbes noch durch hellen Schimmer bemerkbar, S_0 Sonnengegend am Himmel unsichtbar.

Bewölkung 0—10 nach Zehnteln des bedeckten Himmelsgewölbes, also B_0 vollkommen wolkenlos, B_{10} nichts blaues mehr sichtbar.

Bei S_0—S_2 ist die gesamte Lichtintensität Jg gleich der diffusen Lichtintensität Jd, da kein direktes Sonnenlicht Js vorhanden ist.

Erstes Beispiel.

Pflanze Nr. 154 a.

Gesteckt am 17. Mai 1915, am 23. Juni mit Schattenkammer umgeben, am 21. September verarbeitet im Alter von 127 Tagen.

Höhe der Pflanze 272 cm.
Blüte von 10 cm Durchmesser.
Wurzeln mager und brüchig.
Stengel hohl.

Blatt Nr.	Blatt-oberfläche cm²	Indernodien-länge cm	Bemerkungen
		3	= Hypokotyl.
1	—		
2	—	7	
3	—		
4	—	**12**	= J_3 Schnitt.
5	—		
6	—	14	
7	—	20	
8	—	9	
9	—	7	
10	—	15	
11	—	**20**	= J_6 Schnitt.
12	—	15	
13	—		
14	—	13	
15	—	13	
16	—	9	
17	170	1	
18	170	12	
19	170	11	
20	170	1	
21	170	**11**	= J_9 Schnitt.
22	170		
23	200	11	
24	200	11	
25	220	9	
26	220	1	
27	220	9	
28	220	6	
29	220	1	
30	200	**5**	= J_{12} Schnitt.
31	170	4	
32	150	2	
33	150	5	
34	120	4	
35	60	2	
36	50	4	
37	50	4	
38	20	1	
		1	
38 Blätter	3490 cm²	272 cm Höhe	

Am 27. September wiegt die Summe der getrockneten Blätter 14,48 g.

Nach scharfem Trocknen am 22. November 13,80 g.

27. September: Ganze Wurzel 4,36 g.

Davon Pfahlwurzel 3,70 g.

Davon Nebenwurzeln 0,66 g.

16 Blätter abgedorrt.

Höhe des ersten (= 17.) Blattes 157 cm.

Größe des ersten (= 17.) Blattes 170 cm².

Höhe der größten Blätter 203—245 cm.

Auf 100 cm² Blattoberfläche fallen 0,40 g Blattrockengewicht.

J	Höhe des Schnittes über dem Boden cm	Über dem Schnitt befindliche Transpirationsfläche T cm²	Ergänzte Transpirationsfläche Terg. cm²	Stengelfläche S mm²	Leitungsfläche L mm²	Holzfläche H mm²	Bastfläche B mm²
3	16	3490	5000	296	4,76	44	2,5
6	96	3490	4000	192	3,44	21	4,5
9	186	2810		104	2,41	9	4,3
12	242	970		57	0,96	4,4	3,0

J	$\frac{L}{T}$	$\frac{L}{Terg.}$	$\frac{L}{H}$ %	$\frac{L}{S}$ %	Maximaler Gefäßdurchmesser μ	$\frac{H}{S}$ %	$\frac{B}{H}$ %
3	0,14	**0,09**	11	1,6	107	14,9	6
6	0,10	**0,09**	16	1,8	97	11,0	21
9	**0,09**		26	2,3	92	8,9	47
12	**0,10**		22	1,7	60	7,8	69

Anzahl der Gefäße bei J_3: 1270 Dreier, 750 Sechser, 220 Achter.

Bemerkungen zur Tabelle:

1. Da ziemlich viele Blätter schon abgefallen sind, ist die ergänzte Transpirationsfläche ziemlich viel höher als die gemessene, 5000 cm² und 4000 cm², anzunehmen.

2. Das Verhältnis der Leitungsfläche zur noch vorhandenen Transpirationsfläche bewegt sich zwischen 0,09 und 0,14 mm² auf 100 cm², wenn man aber die Ergänzung berücksichtigt, nur zwischen 0,09 und 0,10 mm². Es zeigt sich also eine große Gleichmäßigkeit, wie sie bei Pflanzen im Freien nicht vorkommt und zugleich ein sehr niederer Wert des Verhältnisses.

3. Sowohl Leitungsfläche als Holzfläche nehmen in der Pflanze von unten nach oben ab, aber die Holzfläche in bedeutenderem Maße, so daß das Verhältnis $\frac{L}{H}$ stark steigend ist; in unserem Beispiel von 11 auf 16 auf 26. Andere Pflanzen zeigen Steigerungen von 11 bis 40, 11 bis 33, 17 bis 35 usw. Hie und da ist die oberste Zahl wiederum etwas kleiner, wenn der letzte Schnitt nahe der Spitze gemacht wird, wo auch die Leitungsfläche eine rasche Abnahme zeigt, bei unserem Beispiel von 26 auf 22. Pflanzen, die schon jünger verarbeitet worden sind, also in vollem Spitzenwachstum, zeigen meist eine Zunahme des Verhältnisses $\frac{L}{H}$ bis oben, so z. B. eine Pflanze im Alter von nur 78 Tagen: 11 auf 19 auf 28 auf 30 auf 40; eine Pflanze im Alter von 71 Tagen: 16 auf 17 auf 27 auf 30 auf 32; dagegen eine Pflanze im Alter von 141 Tagen 8 auf 12 auf 20 auf 15 usw.

4. Die Größe der Bastfläche steigt von unten bis zu einem Maximum, um bei der oberen, starken Verjüngung naturgemäß wieder etwas abzunehmen. In ihrem Verhältnis zur Holzfläche nimmt sie jedoch nach oben durchweg stark zu, in unserem Beispiel von 6 auf 21 auf 47 auf 69, in anderen Pflanzen von 5 bis 51, von 7 bis 74, von 4 bis 64 usw. Die absoluten Bastflächenzahlen unserer Pflanze sind 2,48 mm² auf 4,48 mm² auf 4,32 mm² auf 3,04 mm².

5. Das Verhältnis der Leitungsfläche zum Stengelquerschnitt $\frac{L}{S}$ ist bei den Schattenpflanzen ein ziemlich gleichmäßiges. Die Leitungsfläche bildet meist 1½ % des Querschnitts, nur selten geht das Verhältnis auf 2 % oder etwas darüber, während Sonnenpflanzen meist über 2 % Leitungsfläche besitzen. Dieses Verhältnis ist oft noch durch andere Umstände beeinflußt. Die Querschnittfläche des Stengels ist ungleichmäßig, sie vergrößert sich bei jedem Blattansatz wesentlich. In den unteren Teilen der Pflanze, wo die Internodien lang sind, kann man die Schnitte leicht an von Blättern unbeeinflußten Stellen vornehmen; im oberen Teile der Pflanze hingegen, wo die Blätter gedrängter stehen, findet man oft keine unbeeinflußten Stellen mehr.

6. Die Holzfläche nimmt von unten nach oben rasch ab, bei unserer Pflanze von 44 mm² auf 21 mm² auf 9 mm² auf 4 mm². Diese Abnahme ist so stark, daß sie nicht nur in absolutem Maße eintritt, sondern auch im Verhältnis zur Stengelfläche; das Verhältnis sinkt von 15 % auf 11 % auf 9 % auf 8 %. Bei anderen Pflanzen dieser Gruppe fällt das Verhältnis von 9 auf 6 %, von 7 auf 5 %, von 10 auf 8 %, von 17 auf 5 % usw. Trotz der Ungleichmäßigkeit der Stengeldicken ist das Verhältnis doch relativ gleichmäßig, und zwar stets abnehmend von unten nach oben.

7. Was die Größe der Gefäße anbetrifft, so liegen auch stets unten die größten Gefäße. Die maximalen Gefäßdurchmesser sinken bei unserem Beispiel von unten nach oben von 107 μ bis 60 μ. Zahlen anderer Pflanzen sind von 109 μ bis 92 μ, 124—65 μ, 107—54 μ, 109—44 μ, 124—42 μ, 124—38 μ, 97—44 μ usw., im Durchschnitt 110—56 μ.

Die Anzahl der Gefäße im dritten Internodium schwankt zwischen 1530 und 2850. Am zahlreichsten sind die kleinen Gefäße (Größe 3 = 33 μ Durchmesser), sie betragen durchschnittlich 950 (370—1500); es folgen die mittleren von 54—70 μ Größe, nämlich 350—1160, im Durchschnitt 703 Stück, und zuletzt „große" von 80—100 μ 80—600 Stück, durchschnittlich 310.

Zweites Beispiel.

Pflanze Nr. 425.

Gesteckt am 15. April 1916 auf der Terrasse des Instituts, am 13. Juni (Höhe der Pflanze 51 cm) mit einem großen Schattengebäude umgeben, am 26. August verarbeitet im Alter von 133 Tagen.

Höhe der Pflanze 242 cm.

Blüte von nur 8 cm Durchmesser.

Blatt Nr.	Blatt-oberfläche cm²	Indernodien-länge cm	Bemerkungen
		2	
2	—	4	
4	—	**6**	= J_3 Schnitt.
6	—	10	
8	—	10	
9	—	**9**	= J_6 Schnitt.
10	—	—	
11	—	3	
12	—	9	
13	—	9	
14	—	—	
15	—	—	
16	—	8	
17	—	20	
18	130	—	
19	130	4	
20	150	5	
21	150	12	
22	140	—	
23	140	9	
24	140	9	
25	160	5	
26	140	**10**	= J_9 Schnitt.
27	140	—	
28	140	—	
29	180	8	
30	160	16	
31	160	6	
32	160	2	

Blatt Nr.	Blatt-oberfläche cm²	Internodien-länge cm	Bemerkungen
33	160	2	
34	160	9	
35	160	2	
36	160	2	
37	160	6	= J_{12} Schnitt.
38	160	1	
39	150	7	
40	140	—	
41	140	4	
42	140	2	
43	140	2	
44	120	4	
45	120	—	
46	120	4	
47	80	—	
48	80	4	
49	80	—	
50	80	7	= J_{15} Schnitt.
51	50	—	
52	50	3	
53	30	4	
54	30	2	
55	20	5	
55 Blätter	4750 cm²	242 cm Höhe	

Nach starkem Trocknen wiegt die Summe der Blätter 25,62 g, 17 Blätter sind abgedorrt.

Höhe des ersten (= 18.) Blattes 94 cm.

Größe des ersten (= 18.) Blattes 130 cm².

Größte Dicke des Stengels bei J_6 (dieser Schnitt danach ausgewählt) in 41 cm Höhe, gleich $^1/_6$ der Gesamthöhe.

Höhe des größten Blattes 152 cm.

Auf 100 cm² Blattoberfläche entfallen 0,54 g Blatttrockengewicht. Es ist dies etwas mehr als der Durchschnitt der Schattenpflanzen von 0,40 g.

J	Höhe des Schnittes über dem Boden cm	Über dem Schnitt befindliche Transpirationsfläche T cm²	Ergänzte Transpirationsfläche Terg. cm²	Stengelfläche S mm²	Leitungsfläche L mm²	Holzfläche H mm²	Bastfläche B mm²
3	12	4750	6300	600	7,3	51	2
6	44	4750	5700	750	6,6	46	8
9	144	3610		200	2,5	16	7
12	198	1890		104	1,4	9	4
15	225	340		62	0,7	5	3

J	$\frac{L}{T}$	$\frac{L}{T\text{erg.}}$	$\frac{L}{H}$ %	$\frac{L}{S}$ %	Maximaler Gefäß-durchmesser μ	$\frac{H}{S}$ %	$\frac{B}{H}$ %
3	0,15	0,12	14	1,2	133	9	4
6	0,14	0,11	14	0,9	113	6	17
9	0,07		15	1,2	87	7	44
12	0,08		16	1,4	62	8	48
15	0,21		13	1,1	50	9	53

Bemerkungen zur Tabelle.

Daß die Verhältniszahlen von Leitungsfläche zuTranspirationsfläche auch trotz der Ergänzung bei den unteren Schnitten bedeutend höher sind als bei den oberen, kommt von dem hohen Betrag an Leitfläche her. Dieser läßt sich damit erklären, daß diese Teile der Pflanze teilweise schon vor der Einkammerung in der Sonne gewachsen sind, wie oben angegeben wurde.

Blattstiele.

Von den vermessenen Blattstielen seien die Zahlen derselben Schattenpflanze Nr. 425 mitgeteilt.

Blatt Nr.	Bei Internodium Nr.	Lage des Schnittes	Transpirationsfläche cm^2	Stengelfläche mm^2	Leitungsfläche mm^2	Holzfläche mm^2
26	9	Basis	140	16	0,20	0,9
26		oben	140	17	0,20	0,8
38	12	Basis	160	16	0,20	0,7
38		oben	160	13	0,18	0,6
48	15	Mitte	80	10	0,09	0,4

Blatt Nr.	Lage des Schnittes	$\frac{L}{T}$	$\frac{L}{S}$	$\frac{L}{H}$	Maximaler Gefäß-durchmesser μ	$\frac{H}{S}$
26	Basis	0,14	1,2	22	50	6
26	oben	0,14	1,2	27	50	5
38	Basis	0,12	1,2	27	62	5
38	oben	0,11	1,4	28	62	5
48	Mitte	0,11	0,9	26	50	4

Die Verhältnisse sind ganz ähnliche wie im Pflanzenstengel. Auch die Variationsbreite ist dieselbe, trotzdem man hier eine geringere erwarten könnte, da die Transpirationsfläche eine gleichmäßigere ist. Da die Blätter klein sind, ist das Verhältnis $\frac{L}{T}$ über dem Durchschnitt. Auch der Blattstiel ist am Grunde nicht

so stengelumfassend verbreitert wie bei großen, schweren Blättern. Wie wir es schon bei normalen Pflanzen gesehen haben, entsenden die oberen Stengelteile von ihren größten, dort schon ziemlich kleinen Gefäßen (62 μ und 50 μ) in die Blätter, während weiter unten die größten (87 μ) nicht ins Blatt übergehen.

Spaltöffnungen.

In der Stengelmitte zeigten Probestückchen eines Blattes bei je 10 Messungen 8—11, durchschnittlich 8,9 Spaltöffnungen auf einem Quadrat von 0,046 mm^2 der Oberfläche, das entspricht 190 Spaltöffnungen auf einen Quadratmillimeter. Auf der Unterseite lagen 9—16, durchschnittlich 13,9, entsprechend 300 auf einen Quadratmillimeter. Bei einem Blatt oben am Stengel ergaben die Messungen 190 Spaltöffnungen auf einen Quadratmillimeter der Oberseite des Blattes, 290 auf einen Quadratmillimeter der Blattunterseite. (Weiteres siehe unter Verdunstungsversuchen.)

Salzpflanzen.

Pflanzen in zehn großen Töpfen, die am ersten Juni 1915 gesteckt worden waren, wurden vom 23. Juni an wöchentlich zweimal mit 200 ccm Kochsalzlösung begossen, und zwar fünf Töpfe mit normaler Lösung (58,5 g NaCl in 1000 g Wasser), die fünf anderen Töpfe mit halbnormaler (29,2 g NaCl in 1000 g Wasser). Das Wachstum dieser Pflanzen wurde durch diesen Zusatz verlangsamt, ein Teil fing an, die Blätter zu kräuseln. In der vierten Woche drohten die mit normaler Lösung behandelten zugrunde zu gehen. Es zeigte sich, daß die Mischung, mit der in der dritten und vierten Woche begossen worden war, irrtümlicherweise zu stark gemacht worden war. Nach Rückkehr zur normalen Lösung erholten sich die Pflanzen wieder.

Die mit halbnormaler Lösung behandelten wuchsen kräftig weiter und boten äußerlich keinen Unterschied von normalen Pflanzen, innerlich, wie wir sehen werden, fast auch nicht.

Die starkgesalzten Pflanzen konnten gerade noch leben, ihre Blätter verdorrten teilweise frühzeitig, alle blieben klein, die beiden ältesten brachten es im September schließlich noch je zu einer kleinen Blüte von 3 cm Durchmesser. Daß das Salzertragen nahe an seiner Grenze war, zeigte die sofortige Neigung zum Zugrundegehen bei Erhöhung des Salzgehaltes. In den Trockenperioden neigten die normalgesalzenen auch schon zum Zugrundegehen, der Regenreichtum der Vegetationsperiode 1915 half ihnen aber immer rasch wieder auf.

Betrachten wir erst nur die fünf normalgesalzenen Pflanzen, die Nummern 201—205. Bei Beginn des Begießens am 23. Juni hatten sie folgende Höhe und Blattentwickelung:

	Höhe cm	Blattentwicklung Anzahl der Blätter
201	11	6
202	23	10
203	$7^1/_2$	6
204	13	8
205	14	9

Bis zum 6. Juli waren sie folgendermaßen gewachsen:

	Höhe cm	Anzahl der Blätter	Bemerkungen
201	18	7	davon 2 dürr alle gerollt.
202	36	13	„ 5 „ nur 4 „frisch“.
203	13	8	„ 4 „ alle gerollt.
204	22	10	„ 3 „ „ „
205	28	15	„ 0 „ etwas gerollt.

In diesem Alter von 36 Tagen wurde Pflanze Nr. 201 verarbeitet, nachdem sie 50,4 g NaCl erhalten hatte. Die Transpirationsfläche beträgt 65 cm², das Trockengewicht 0,47 g. Im dritten Internodium ist die Stengelfläche 12,4 mm², die Leitungsfläche nur 0,2 mm², also 1,7 % der Stengelfläche. Das Gewichtsverhältnis $\frac{g}{T}$ beträgt 0,72, ist also ein hohes im Vergleich zu dem normaler Pflanzen mit 0,60. Ebenso ist $\frac{L}{T}$ hoch, nämlich 0,30. Die Holzfläche macht noch 8 % des Stengels aus gegenüber 24 % in normalen Pflanzen. Das größte Gefäß hat nur 35 μ Durchmesser. Der Bastanteil ist nicht bestimmbar.

Die am längsten behandelte Pflanze sei noch ausführlich wiedergegeben:

Pflanze Nr. 205.
Am 21. September verarbeitet im Alter von 113 Tagen.
Höhe der Pflanze 63 cm.
Blüte von 3 cm Durchmesser.

Blatt Nr.	Blatt-oberfläche cm²	Internodien-länge cm	Bemerkungen
		7	= Hypokotyl.
1	—	—	
2	—	5	
3	—	—	
4	—	3	= J_3 Schnitt.
5	—	—	
6	—	4	
7	—	4	
8	—	1	

Blatt Nr.	Blatt-oberfläche cm²	Internodien-länge cm	Bemerkungen
9	—	3	= J_6 Schnitt.
10	—	2	
11	—	2	
12	—	2	
13	—	2	
14	—	2	
15	—	4	= J_9 Schnitt.
16	—	2	
17	—	2	
18	—	1	
19	15	2	Blatt fast dürr.
20	15	1	,, ,, ,,
21	15	1	,, ,, ,,
22	10	1	Spitze dürr.
23	10	1	,, ,,
24	10	1	,, ,,
25	10	1	,, ,,
26	5	—	,, ,,
27	5	1	= J_{12} Schnitt, Spitze dürr.
28	5	1	fast grün.
29	3	1	,, ,,
30	3		,, ,,
31	2		,, ,,
32	2	6	,, ,,
32 Blätter	110 cm²	63 cm Höhe	

Trockengewicht der Blätter 1,7 g.
Gewicht der ganzen Wurzel am 27. September 3,4 g.
Davon Pfahlwurzel 1,5 g.
Davon Nebenwurzeln 1,9 g.
18 Blätter abgedorrt.
Höhe des ersten (= 19.) Blattes 48 cm.
Größe des ersten (= 19.) Blattes 15 cm².
Auf 100 cm ² Blattoberfläche entfallen 1,5 g Blatttrockengewicht, gegenüber den normalen 0,6 g eine sehr hohe Zahl.

J	Höhe des Schnittes über dem Boden cm	Über dem Schnitt befindliche Transpirationsfläche T cm²	Ergänzte Transpirationsfläche Terg. cm²	Stengelfläche S mm²	Leitungsfläche L mm²	Holzfläche H mm²	Bastfläche B mm²
3	16	110	350	90	1,5	9,6	1,5
6	27	110	250	98	1,7	9,2	3,3
9	41	110	160	47	0,7	2,9	1,9
12	54	15	15	25	0,3	2,0	1,9

J	$\frac{L}{T}$	$\frac{L}{T_{erg}}$	$\frac{L}{S}$	$\frac{L}{H}$	Maximaler Gefäß-durchmesser μ	$\frac{H}{S}$	$\frac{B}{H}$
3	1,34	0,42	1,6	15	87	11	16
6	1,53	0,67	1,7	17	65	9	19
9	0,62	0,43	1,4	24	33	6	67
12	1,73		1,0	13	32		

Anzahl der Gefäße im dritten Internodium: 700 Dreier (33 μ Durchmesser), 240 Fünfer (54 μ) und 80 Siebner (76 μ). Es ist dies die Pflanze mit den größten Gefäßen.

Das Verhältnis $\frac{L}{T}$ ist auch bei ergänzter Blattfläche ein sehr hohes 0,42—0,67, im Durchschnitt zeigen diese Salzpflanzen 0,33—0,44, etwa das Doppelte normaler Pflanzen. Der Anteil der Leitelemente am Stengelquerschnitt ist ein geringer, nur 1,0—1,7 %, durchschnittlich unten 1,7 %, weiter oben 1,3 %, etwa $^2/_3$ normaler Pflanzen. Die größten Gefäße, die sich von 87 μ bis 32 μ bewegen, messen im Durchschnitt sogar nur 56 μ bis 31 μ. Die Anzahl der Gefäße ist gering: 400—700 kleine (22—33 μ Durchmesser), 0—240 mittlere (54 μ) und gar keine großen, außer bei der oben angeführten einen Pflanze.

Das steigende Verhältnis $\frac{L}{H}$: 15 — 17 — 24 wird im Durchschnitt zu 20—18; oben sind es normale Zahlen, aber unten gegen 12, eine sehr hohe Zahl; dies bedeutet also wenig Holzbildung, wie auch zu erwarten war. Das zeigt sich im Holzanteil am Stengel: unten 11 % bei dieser relativ großen Pflanze, im Durchschnitt 9 %, sehr wenig gegenüber den 24 % bei normalen Pflanzen. Das Verhältnis von Bast zu Holz zeigt daher unten schon große Zahlen: hier 16 %, im Durchschnitt sogar 37 % gegenüber 2 % bei normalen Pflanzen.

Bei der Pflanze Nr. 204 wurden auch Blattstiele gemessen. Da die Pflanze jung verarbeitet wurde, sind die Folgen der Salzsäure noch nicht so starke. Das Verhältnis $\frac{L}{T}$ ist im Stengel bei 0,15 bei J_3 und 0,10 bei J_6 angelangt. Immerhin zeigt ein Blattstiel bei J_6 schon 0,20 und 0,17.

Die Maximaldurchmesser der Gefäße sind im Stengel und Blattstiel dieselben (35 μ).

Das Kochsalz bewirkt also eine allgemeine Hemmung. Besonders wird das Wachstum und die Blattbildung gehemmt, die vorhandenen Blätter sind aber schwerer an Trockensubstanz; Leitelemente ebenfalls gehemmt, besonders die Gefäßgröße; dann vor allem die Holzbildung.

Vergleichen wir damit nun die mit nur halbnormaler Kochsalzlösung Behandelten:

Pflanze Nr.	Höhe		Blattzahl		Bemerkungen
	am 23. Juni	am 6. Juli	am 23. Juni	am 6. Juli	
206	20	40	8	15	nichts dürr, keine gerollt.
207	17	32	6	10	,, ,, ,, ,,
208	18	33	8	13	,, ,, ,, ,,
209	21	33	8	11	,, ,, ,, ,,
210	13	34	8	15	,, ,, ,, ,,

Die Pflanzen sind in der erwähnten Zeit also um 93 % gewachsen, während die starkgesalzenen nur um 72 %. Sehr deutlich zeigen die Blätter den Unterschied, indem alle gesund geblieben sind, weder verdorrt sind, noch sich eingerollt haben.

Die Transpirationsfläche bewegt sich zwischen 550 und 5500 cm², also ganz normal. Das Gewicht der getrockneten Blätter zeigt 0,6 $\frac{g}{T}$, also eine Zahl, die zu den normalen Pflanzen gehört, nicht zu den doppelt so schweren, vollgesalzenen.

Das Verhältnis der Leitfläche zur Transpirationsfläche ist ganz dasselbe wie bei anderen Topfpflanzen; im Verhältnis zum Stengel nimmt die Leitfläche den hohen Prozentsatz von 3—1,8 an. Für das Verhältnis $\frac{L}{H}$ muß man die jung geschnittenen von den alt geschnittenen trennen, jede Abteilung verhält sich ähnlich wie die entsprechende der normalen Pflanzen, d. h. einige junge Pflanzen zeigen die Prozentzahlen (von unten nach oben) 19—25, die drei ältesten 12—17.

Auch die maximale Größe der Gefäße entspricht derjenigen normaler Topf- und Trogpflanzen, sie beträgt von unten nach oben durchschnittlich 89 μ, 60 μ, 40 μ, mit einem absoluten Maximum von 130 μ bei Pflanze Nr. 208, eine Zahl, die sogar bei ganz freien Pflanzen selten ist. Dagegen sahen wir bei vollgesalzten Pflanzen durchschnittlich sogar im untersten Internodium nur 56 μ mit einem absoluten Maximum von 87 μ.

Die Anzahl der Gefäße ist auch ähnlich derjenigen der normalen, 500—5000 kleine (33 μ), 230—920 mittlere (54—65 μ), 80—470 große (76—87 μ) und bei einer Pflanze noch 110 von 107 μ.

Gehen wir über zum Verhältnis vom Holz zum Stengel, so zeigen die älteren Pflanzen 26 — 8 % Holzfläche, also ganz normal, während die vollgesalzten unten nur $^1/_3$ davon gezeigt haben. Bast zu Holz verhält sich unten schon wie 8 % gegenüber den oben erwähnten 37 %. Beim ältesten Stock geht die Zahl

sogar auf 3 % hinunter wie bei ganz normalen Pflanzen, und gegen die Spitze zu auf 91 %.

Der größte, zuletzt verarbeitete Stock sei noch als Beispiel ausführlich wiedergegeben:

Pflanze Nr. 208.
Am 22. September verarbeitet im Alter von 114 Tagen.
In halbnormaler Lösung zugeführtes Kochsalz: 148 g.
Höhe der Pflanze 128 cm.
Schöne, große Blüte von 22 cm Durchmesser.

Blatt Nr.	Blatt-oberfläche cm²	Indernodien-länge cm	Bemerkungen
		10	
2	—	5	
4	—	5	= J_3 Schnitt.
6	—	5	
8	—	6	
9	—	3	
10	—	4	
11	—	3	
12	—	3	
13	230	3	
14	230	3	
15	250	4	= J_6 Schnitt.
16	300	3	
17	300	4	
18	340	4	
19	340	3	
20	350	4	= J_9 Schnitt.
21	350	3	
22	350	4	
23	350	3	
24	350	3	
25	350	4	
26	350	1	
27	320	7	
28	320	3	
29	260	5	
30	160	5	= J_{12} Schnitt.
31	—	8	
Blüte	—	10	
31 Blätter	5500 cm²	128 cm	

Trockengewicht der Blätter 41,9 g.
Wurzelgewicht am 28. September 54,3 g.
Davon Pfahlwurzel 39,7 g.
Davon Nebenwurzeln 14,6 g.
12 Blätter abgedorrt.
Höhe des ersten (= 13.) Blattes 47 cm.
Größe des ersten (= 13.) Blattes 230 cm².
Höhe der größten Blätter 72—90 cm.
Trockengewicht auf 100 cm² Transpirationsfläche 0,76 g.

J	H cm	T cm²	Terg. cm²	S mm²	L mm²	H mm²	B mm²
3	17	5500	7500	352	11,0	120	2
6	52	5040		322	7,3	63	8
9	70	3510		284	5,3	38	12
12	107	160		150	1,7	10	7

J	$\frac{L}{T}$	$\frac{L}{Terg.}$	$\frac{L}{S}$	$\frac{L}{H}$	Maximaler Gefäß-durchmesser μ	$\frac{H}{S}$	$\frac{B}{H}$
3	0,20	0,15	3,1	9	130	41	3
6	0,14		2,2	11	99	20	13
9	0,15		1,9	14	97	13	33
12			1,1	18	54	6	91

Die halbnormale Kochsalzlösung hat also in den gemessenen Verhältnissen keinerlei Wirkung hinterlassen. Es muß dahingestellt bleiben, ob dies auch der Fall gewesen wäre, wenn in diesen Monaten weniger Niederschläge gefallen wären; doch hätte in diesem Fall mehr gegossen werden müssen, da *Helianthus* überhaupt gegen Trockenheit sehr empfindlich ist, mehr als gegen den geringen Salzgehalt.

Die Wirkung verschiedenen Kochsalzgehaltes läßt sich also dahin zusammenfassen, daß gießen mit halbnormal Kochsalzlösung keinen Einfluß, gießen mit normaler Lösung einen starken, gießen mit noch stärkerer Lösung einen tödlichen Einfluß auf die Pflanze ausübt. Durch Kochsalz wird die Bildung der Leitelemente und Holzelemente, nicht aber die des Bastes gehemmt.

Entblätterte Pflanzen.

Um zu sehen, was für einen Einfluß teilweiser Blattmangel auf die Ausbildung der verschiedenen Elemente hat, wurden am 22. Juni 1915 an 5 Pflanzen (Nr. 101—105) je 10 Blätter abgeschnitten, am 5. Juli bei weiteren 5 Pflanzen alle Blätter mit Ausnahme derer am wachsenden Gipfel. Bei den am 6. August noch nicht verarbeiteten Pflanzen wurden noch einmal Blätter abgeschnitten, da sich bis dahin so viele entwickelt hatten, daß Verhältnisse eingetreten waren, die bei ungestört wachsenden Pflanzen durch Verdorren der unteren Blätter auch hie und da annähernd anzutreffen sind. Die folgende Tabelle gibt Auskunft über die Altersdaten, über die Höhen der ganzen Pflanzen wie der entblätterten Teile.

Höhen und Altersdaten der entblätterten Pflanzen.

Nr.	Am 5. Juli					Am 21. Juli		Am 6. August			Verarbeitet		
	Höhe		Anzahl der Blätter									Höhe	
	bis zum ersten Blatt cm	Total cm	dürr	abgeschnitten	bleiben	bis zum ersten Blatt cm	Total cm	bis zum ersten Blatt cm	neu abgeschnitten Anzahl	Total cm	Datum	bis zum ersten Blatt cm	Total cm
101	80	105				80	140	80		165	6. 8.	80	165
102	83	103				83	138				26. 7.	84	156
103	90	112				90	159	90	174	195	23. 8.	174	195
104	70	108				70	156	70	150	173	3. 9.	150	173
105	92	100				92	118	93	154	157			
106	93	94	8	20	6	95	130	95	178	178	23. 8.	181	207
107	135	136	2	31	6	140	197	140		240	27. 9.	135	240
108	135	136	6	28	6	139	187	139	238	245	25. 9.	240	263
109	82	83	4	12	3	87	101	88	142	142	24. 9.	152	160
110	127	128	10	18	3	136	180	133		187	18. 9.	133	187

Aus der Tabelle ist zu ersehen, daß die Stengelstreckung wie bekannt nur in den obersten Teilen stattfindet. Wo das Blattabschneiden erheblich unter dem Gipfel aufhört, bleibt das erste stehengebliebene Blatt in derselben Bodenhöhe. Wo aber nur die Blätter des obersten Zentimeters stehen bleiben, hebt sich ihre Ansatzstelle im späteren Wachstum um 1—10 cm. Da die Blätter doch erst nach ihrer Ausbildung abgeschnitten worden sind, ist zu erwarten, daß auch die Gefäßverhältnisse in den entsprechenden Stengelteilen zur Zeit des Schnittes schon großenteils fertig und normal ausgebildet waren und daß daher darin nicht mehr allzu große Abweichungen von normalen Pflanzen eintreten würden.

Beispiel.

Pflanze Nr. 103.

Gesteckt am 17. April 1915.

Am 22. Juni 10 Blätter abgeschnitten.

Am 5. Juli war die Höhe bis zum ersten Blatt 90 cm, die totale Höhe 112 cm; am 21. Juli 90 cm und 159 cm. Am 6. August wurden weitere Blätter abgeschnitten von der Höhenquote 90—174 cm, die totale Höhe war 195 cm; an der Spitze befand sich schon die Blüte. Bis zum 23. August, dem Tage der Verarbeitung, hat die Höhe nicht mehr zugenommen.

Alter bei der Verarbeitung 128 Tage.

Die ganze Transpirationsfläche setzt sich nur noch aus drei Blättern zusammen:

29 Blätter abgeschnitten.
30. Blatt hat 90 cm² Oberfläche,
31. ,, ,, 40 ,, ,,
32. ,, ,, 30 ,, ,,

3 Blätter, = 160 cm² Oberfläche.

Trockengewicht der Blätter 1,2 g.
Ganze Wurzel am 31. August 13,7 g.
Davon Pfahlwurzel 7,8 g.
Davon Nebenwurzeln 5,9 g.

Auf 100 cm² Oberfläche entfallen 0,74 g Blatt-Trockengewicht, gegenüber den normalen 0,6 g eine etwelche Erhöhung. Die wenigen Blätter scheinen also etwas mehr Substanz zu enthalten.

J	H cm	T cm²	Terg. cm²	S mm²	L mm²	H mm²	B mm²
3	10	160	3000	166	5,4	48,8	2,6
6	70	160	2500	182	4,8	29,6	5,0
9	120	160	1700	136	3,2	14,4	6,0
12	155	160	700	76	1,3	7,4	4,8
15	185	70		40	0,6	3,8	

J	$\frac{L}{T}$	$\frac{L}{Terg}$	$\frac{L}{S}$	$\frac{L}{H}$	Maximaler Gefäß-durchmesser μ	$\frac{H}{S}$	$\frac{B}{H}$
3	3,4	0,18	3,1	11	107	29	5
6	3,0	0,19	2,7	16	97	16	17
9	2,0	0,19	2,4	22	78	11	40
12	0,80	0,19	1,7	18	54	10	65
15	0,81		1,4	15	49	9	

Anzahl der Gefäße bei J_3: 2020 von Größe 3, 710 von Größe 6 und 250 von Größe 8.

Bemerkungen zur Tabelle:

Der Unterschied zwischen $\frac{L}{T}$ und $\frac{L}{T_{erg.}}$ ist hier naturgemäß groß. Das Verhältnis $\frac{L}{T}$ ist eigentlich gar nicht zu betrachten, da es vollkommen vom willkürlichen Schnitt der Blätter abhängig ist. Ergänzt man die Transpirationsfläche, was immer nur ganz approximativ zu verwerten ist, so ist das Verhältnis ungefähr normal. In der Tat entstehen im untern Teil des Stengels infolge des Dickenwachstums an der Peripherie Leitungsbahnen, die zur Wasserversorgung der obenstehenden Blätter dienen.

Aller Wahrscheinlichkeit nach geben dieselben verhältnismäßig mehr Wasser ab als die korrespondierenden Blätter nor-

maler Pflanzen, deren gleichgroße Wurzelsysteme zahlreichere Verdunstungsorgane zu versorgen haben. Die entblätterten Pflanzen stellen eigentlich den höchsten Grad der bei normalen gedrängt wachsenden Pflanzen eintretenden Reduktion der Transpirationstätigkeit der untersten Blätter dar.

Wie bei normalen Pflanzen zeigt sich die größte Stengelfläche bei J_6, ebenfalls normal nehmen in absoluten Zahlen Leitungsfläche und Holzfläche nach oben ab, die Bastfläche erst zu und nur zuletzt ab.

Das Verhältnis $\frac{L}{S}$ ist auch ähnlich wie bei normalen im Durchschnitt 3,2 — 2,4 — 2,0 — 1,6. Es entfernt sich nur unten etwas vom Durchschnitt normaler mit 2,6. Auch im Verhältnis der Leitelemente zu den Holzelementen ist kein wesentlicher Unterschied gegenüber normalen Pflanzen zu bemerken, ebensowenig bei $\frac{B}{H}$. Die Holzbildung scheint in den unteren Teilen eher um ein geringes begünstigt, bei dieser Pflanze 29 % des Stengelquerschnittes, im Durchschnitt 27 % gegen 24 % bei den normalen.

Wie bei den normalen Pflanzen beträgt der größte gemessene Gefäßdurchmesser 135 μ, im Durchschnitt ähnlich, nämlich 112 μ. Bei J_3 befinden sich 1300—9600 kleine Gefäße (Größe 3), 650 bis 4800 mittlere (Größe 5—6) und 200—3000 große (Größe 7—8). Dazu kommen bei der Hälfte der Pflanzen noch 210—450 ganz große Gefäße (Größe 10).

Entblütete Pflanzen.

Schon häufig wurde der Einfluß des Köpfens auf die anatomische Struktur der Sonnenblume untersucht, so von Schröder bei Keimpflanzen. Berthold, Wollny, Kraus, Vöchting usw. haben die Knospen, sobald sie entstanden, entfernt und darauf im Wachstum bedeutende Verdickungen des Stengels, teils oben, teils in der Mitte gefunden, sowie starke Vergrößerungen der Blattspreite. Ich wollte nun sehen, wie der Einfluß auf die Leitungsverhältnisse bei mehr oder weniger ausgewachsenen Pflanzen wäre. Am 24. Juli 1915 wurden bei 5 Pflanzen, die schon eine Höhe von 140—151 cm erreicht hatten, die Blütenknospen weggeschnitten. Bei 5 weiteren Pflanzen wurden am 21. August die offenen Blüten und bei 5 weiteren zur selben Zeit die Blüten samt 80 cm Stengel weggeschnitten. Die Stengeldicke wurde darauf jede Woche beim dritten Internodium, in ein Meter Höhe und oben gemessen.

Es hat sich herausgestellt, daß beim Eingriff in diesen Altersklassen ein anormales Dickenwachstum nicht mehr eintritt. Auch zu einer Vergrößerung der Blätter hat das Köpfen nicht

mehr geführt, wohl aber zu einer vermehrten Materialablagerung in den Blättern. Während $\frac{g}{T}$ bei den normalen Pflanzen durchschnittlich 0,6 g beträgt, so schwankt es hier zwischen 0,7 g und 1,1 g, im Durchschnitt ist es 0,9 g.

Auf die Verhältnisse von Bast zu Holz, von Leitungsfläche zu Stengelfläche, zu Holzfläche usw. ist kein maßgebender Einfluß mehr zu konstatieren. $\frac{L}{T}$ ist unten 0,17—0,21, weiter oben 0,16 bis 0,20; lauter Zahlen, die auch bei normalen Pflanzen vorkommen.

Es entwickelten sich aber noch Seitenknospen in großer Menge. Die Ende Juli geköpften Pflanzen erzeugten 0 bis 26, durchschnittlich 12 Seitenknospen, die bis auf wenige am 10. September in Blüte standen. Die Ende August geköpften hatten am 10. September 10 bis 22, durchschnittlich 17 Seitenknospen, von denen aber erst ganz wenige blühten. Die meisten blühten erst Ende September oder gelangten überhaupt nicht mehr zur Blüte.

Die dritte Kategorie, der 80 cm Stengel samt der Blüte abgeschnitten worden waren, verloren damit auch die Knospenanlagen zu Seitenblüten. In zwei Wochen wurden aber an den noch vorhandenen, alten Stengelteilen 8 bis 12 Seitenknospen gebildet, von denen aber Ende September erst etwa $^1/_4$ blühten.

Vergleich der Verhältnisse.

Blatt-Trockengewicht zu Transpirationsfläche.

$$\frac{g}{T}$$

g ist das Trockengewicht sämtlicher Blätter einer Pflanze in Grammen; die Transpirationsfläche T die Summe der Oberflächen aller Blätter in cm². Das Verhältnis von Gewicht zu Fläche gibt uns das Blattgewicht von je 100 cm² Oberfläche. Die unter normalen Bedingungen im Freien gewachsenen Pflanzen zeigen ein durchschnittliches Blatt-Trockengewicht von 0,60 g auf 100 cm² Blattoberfläche, und zwar gilt dies von den in jüngeren wie in älteren Stadien verarbeiteten Pflanzen, wobei die größten die Tendenz zu einer etwas höheren Zahl zeigen. Es betrifft dies Pflanzen, die im April und Mai gesteckt worden sind. Ein abweichendes Resultat zeigen die erst am 26. Juni 1915 gesteckten Pflanzen. In den heißen Sommertagen entwickelten sie sich sehr rasch und üppig, geradezu mastig. Ihr Blatt-Trockengewicht war aber nur 0,41 g. Die in Töpfe und auch im Trog gepflanzten Exemplare bleiben in der Größe stark zurück, da die Wurzeln auf ein viel kleineres Einzugsgebiet angewiesen sind und besonders weniger Feuchtigkeit zur Verfügung haben. Das Verhältnis des Blattgewichtes ist aber im wesentlichen ein ähnliches, im Durchschnitt bei den untersuchten Topfpflanzen 0,61 und bei den Trogpflanzen 0,68—0,72.

Eine bedeutende Reduktion zeigen auch die im Sommer erst gesteckten Töpfe, nämlich 0,54; allerdings also nicht ganz so tief wie die freien Sommerpflanzen. Die Beschattung ruft einer Vergrößerung der Blattfläche auf Kosten der Trockensubstanz, die Schattenpflanzen weisen das Verhältnis 0,40 im Durchschnitt auf. Die Töpfe, die im Haus in einem Minimum von Licht gehalten wurden, bei dem sie gerade noch leben konnten, zeigen ein Blattgewichtsverhältnis von durchschnittlich 0,39, einzelne gehen hinunter bis auf 0,26.

Einen gegenteiligen Effekt hatte das Begießen mit Kochsalzlösung. Die Topfpflanzen, die zweimal wöchentlich je 200 ccm $^1/_1$ normale Kochsalzlösung erhielten, zeigten ganz erhebliche Trockengewichtszunahmen der Blätter. Die nach kürzerer Zeit verarbeiteten Pflanzen wiesen Verhältnisse von 0,53 und 0,72 auf, die längere Zeit behandelten noch bedeutend höhere: 1,12, ferner 1,54 und sogar 2,30, im Durchschnitt also 1,24 oder voll das Doppelte normaler Pflanzen.

Die Gruppe, die mit den gleichen Quantitäten bloß $^1/_2$ normalem Kochsalz behandelt wurde, ertrug dies, ohne wesentliche Veränderungen zu zeigen. Auch das durchschnittliche Gewichtsverhältnis von 0,66 hält sich in normalen Grenzen. Eine Erhöhung zeigen sogenannte entblätterte Pflanzen, d. h. solche, denen die Blätter bis zu einer bestimmten Höhe abgeschnitten worden waren. Die stehengebliebenen und die nachherentwickelten erhöhten ihren Gewichtsdurchschnitt auf 0,74. Noch höher gehen die Geköpften, denen die Blüte abgeschnitten wurde. Es findet erhöhte Zufuhr in die Blätter statt, der Gewichtsdurchschnitt beträgt sogar 0,92, und zwar sowohl bei denen, welchen die Knospen abgeschnitten worden waren, als auch bei denen, welchen erst die Blüte allein oder samt 80 cm Stengel abgeschnitten worden war.

Zusammenfassende Tabelle der Werte $\frac{g}{T}$.

	Minimum	Maximum	Durchschnitt
14 Normale Pflanzen	0,46	0,71	0,60
12 Normale Topfpflanzen	0,50	0,78	0,61
8 Normale Trogpflanzen	0,63	0,78	0,70
3 Sommerpflanzen im Freien	0,15	0,63	0,41
3 Sommerpflanzen im Topf	0,50	0,58	0,54
11 Schattenpflanzen	0,33	0,50	0,40
5 Gesalzene Pflanzen	0,53	2,30	1,24
5 Halbgesalzene Pflanzen	0,52	0,82	0,66
7 Dunkelpflanzen	0,32	0,53	0,39
9 Entblätterte Pflanzen	0,51	0,99	0,74
4 Entblütete Pflanzen	0,69	1,06	0,92

Leitungsfläche zu Transpirationsfläche.

$$\frac{L}{T}$$

Dieses Verhältnis gibt an, wieviel Leitungsfläche des Stengelquerschnitts in mm^2 auf jeden Quadratdezimeter Blattoberfläche entfallen. Natürlich ist jeweilen die Summe der Blattoberflächen derjenigen Blätter in Betracht gezogen, die sich oberhalb der Schnittstelle des Stengels befinden, also durch die geschnittenen Leitungselemente versorgt werden. Im Alter haben die meisten Pflanzen eine Anzahl ihrer unteren Blätter eingebüßt, die aber beim Ausbau der Leitelemente noch vorhanden gewesen sind. Die Transpirationsfläche kann nur im Moment des Verarbeitens der Pflanzen gemessen werden. Die Bildung der Leitungsfläche fällt jedoch teilweise in eine Zeit, in der die Transpirationsfläche noch eine andere war, indem die unteren Blätter noch nicht abgestorben waren. Man kann annehmen, daß bei jedem Internodium der Verdunstungsstärke der Blätter beinahe nur die zur Zeit ihrer Entstehung gebildeten Gefäße entsprechen. Um eine Korrelation im Verhältnis L : T erwarten zu können, müssen daher auch die abgefallenen Blätter hinzuergänzt werden. Es zeigt sich auch, daß dadurch in den sonst scheinbar regellosen Zahlen sich eine sichtbare Gesetzmäßigkeit geltend macht.

Bei den normalen Pflanzen im Freien sind es im dritten wie im sechsten Internodium durchschnittlich 0,21 mm^2 Leitungsfläche auf den Quadratdezimeter Transpirationsfläche, sowohl bei den jung verarbeiteten Pflanzen als auch bei den älteren. In höheren Stengellagen vermindert sich die Durchschnittszahl auf 0,16 mm^2 und 0,13 mm^2, um in den Spitzen der Exemplare meist wieder etwas zu steigen. Bei den alten Exemplaren ist zu berücksichtigen, daß die Blüte auch transpiriert und die Zahlen dadurch beeinflußt.

Die rasch gewachsenen Sommerpflanzen zeigen auch hier wie bei $\frac{g}{T}$ kleinere Zahlen, nämlich 0,11 und 0,13. Die Schattenpflanzen weisen die größte Gleichförmigkeit und die niedrigsten Zahlen auf, nämlich im dritten Internodium einen Durchschnitt von 0,10 mm^2, im sechsten Internodium von 0,09, weiter oben 0,09 und zuletzt 0,10 bis 0,11.

Die in möglichster Dunkelheit gezogenen, die allerdings ihre erste Kräftigung im Freien genossen haben, nehmen eine Mittelstellung ein mit durchschnittlich 0,18 und 0,17. Wiederum wie bei $\frac{g}{T}$ zeigen die mit $^1/_1$ normalem Kochsalz behandelten Pflanzen eine Größenzunahme von $\frac{L}{T}$. Die zwei nur kurz behandelten haben noch die Zahl 0,20 wie normale Pflanzen, die länger behandelten 0,33 im Internodium drei und 0,44 im Internodium

sechs. Zweimal wöchentlich 200 ccm bloß halbnormalen Kochsalzes verändert das Verhältnis $\frac{L}{T}$ nicht, es ist 0,20. Das Abschneiden der Blüte hatte auf dieses Verhältnis keinen meßbaren Einfluß.

Zusammenfassende Tabelle der Werte $\frac{L}{T}$.

		Minimum	Maximum	Durchschnitt
15 Normale Pflanzen	bei J_3	0,14	0,32	0,21
	bei J_6	0,12	0,35	0,21
	bei J_9	0,12	0,17	0,15
	bei J_{12}	0,10	0,17	0,13
	bei J_{15}	0,14	0,19	0,17
3 Sommerpflanzen	bei J_3	0,07	0,17	0,11
	bei J_6	0,07	0,23	0,13
20 Trog- und Topfpflanzen	bei J_3	0,13	0,25	0,18
	bei J_6	0,14	0,26	0,19
11 Schattenpflanzen	bei J_3	0,08	0,13	0,10
	bei J_6	0,07	0,14	0,09
	bei J_9	0,07	0,12	0,09
	bei J_{12}	0,07	0,19	0,11
8 Dunkelpflanzen	bei J_3	0,12	0,43	0,18
	bei J_6	0,11	0,25	0,17
5 Gesalzene Pflanzen	bei J_3	0,10	0,42	0,28
	bei J_6	0,30	0,67	0,44
5 Halbgesalzene Pflanzen	bei J_3	0,12	0,28	0,20
	bei J_6	0,13	0,30	0,19
4 Entblütete Pflanzen	bei J_3	0,17	0,21	0,19
	bei J_6	0,16	0,20	0,19

Leitungsfläche bei J_3 zum ergänzten Trockengewicht der Blätter.

$$\frac{L_{\text{bei } J_3}}{g_{\text{erg.}}}$$

Es scheint mir auch von Interesse, nachzurechnen, ob eine gesetzmäßige Korrelation zwischen Leitelementen und Trockengewicht der Blätter besteht. Die Leitelemente sind im untersten Schnitt gemessen und ins Verhältnis zum gesamten Trockengewicht der Blätter gesetzt. Dazu mußten naturgemäß abgefallene Blätter hinzuergänzt werden. Man könnte annehmen, daß in diesem Verhältnis eine gewisse Konstanz herrschen sollte. Dies trifft auch zu. 0,25—0,50 mm² Leitfläche im untersten Schnitt besitzen die Pflanzen für jedes Gramm Blatt-Trockensubstanz.

Bei jungen normalen Pflanzen ist die Zahl hoch, durchschnittlich 0,5 mm², bei älteren normalen 0,3 mm²; Trog- und Topfpflanzen zeigen 0,25—0,32 mm², die Schattenkammerpflanzen 0,25 mm². Aber auch die mit Kochsalz behandelten und ebenso die Entblüteten weisen Durchschnitte von 0,3 mm² auf.

Zusammenfassende Tabelle der Werte von $\frac{L \text{ bei } J_3}{\text{gerg.}}$

	Minimum	Maximum	Durchschnitt
6 Normale junge Pflanzen	0,38	0,61	0,50
7 „ ältere „	0,27	0,40	0,32
8 Trogpflanzen	0,20	0,30	0,25
13 Topfpflanzen	0,22	0,51	0,32
11 Schattenpflanzen	0,19	0,35	0,25
5 Gesalzene Pflanzen	0,12	0,42	0,26
5 Halbgesalzene Pflanzen	0,19	0,44	0,28
9 Entblätterte Pflanzen	0,15	0,42	0,25
4 Entblütete Pflanzen	0,22	0,46	0,30

Junge Pflanzen brauchen also für ein bestimmtes Blattgewicht verhältnismäßig mehr Wasserleitungsbahnen als die alten. Dadurch wird auch die Zunahme von $\frac{L}{T}$ in der Spitze der erwachsenen Pflanze erklärt.

Leitungsfläche zu Stengelfläche.

$$\frac{L}{S}$$

Der Anteil der Leitelemente am Stengelquerschnitt schwankt zwischen 1 % und $3^1/_2$ %. Dieses Verhältnis nimmt von unten nach oben in der Regel ab. So zeigen die normalen Pflanzen unten durchschnittlich 2,6 %, weiter oben 2,4 %, dann 2,0 % und an der Spitze 1,5 %. Die erst im Sommer gewachsenen Pflanzen haben kleinere Zahlen: 1,9 % — 1,6 % — 1,6 %. Sie neigen gegen die Schattenpflanzen, die wenig Leitelemente im Verhältnis zum Stengelquerschnitt aufweisen, nämlich von unten nach oben durchschnittlich 1,5 % — 1,4 % — 1,7 % — 1,5 %. Die Topfpflanzen unterscheiden sich in diesem Verhältnis nicht von den freien: 2,4 % — 2,1 % sind ihre Zahlen, die bei den Sommertopfpflanzen auf 1,9 % — 1,6 % sinken.

Die im Dunkeln gehaltenen, wie die mit normaler Kochsalzlösung behandelten zeigen 1,7 % im Mittel, während die mit halbnormaler Kochsalzlösung behandelten keinen Einfluß davon verspüren lassen. Auch das Entblättern hat keinen Einfluß, da es ja am schon gebildeten Stengel geschieht, die entblüteten zeigen in der Schnittgegend oben kleine Zahlen.

Kurz zusammengefaßt entwickeln die normalen Pflanzen im Verhältnis zum Stengelquerschnitt mehr Leitungsbahnen als die anderen Versuchspflanzen, die durchschnittlich eine relativ verminderte Transpiration besitzen.

Holzfläche zu Stengelfläche.

$$\frac{H}{S}$$

Nicht nur die absolute Holzfläche nimmt von unten nach oben im Stengel ab, sondern auch die relative, im Verhältnis zum Stengelquerschnitt berechnete, und zwar bei allen beobachteten Untersuchungsgruppen. Bei jungen Pflanzen ist der Holzgehalt naturgemäß stets gering, einen Vergleich geben nur die erwachsenen Pflanzen.

Bei normalen Pflanzen waren im dritten Internodium 24 % des Stengelquerschnitts von verholzten Elementen eingenommen. Nach oben vermindert sich das Verhältnis auf 14 %, dann auf 12 %, auf 9 % und zu oberst auf 7 %. Erst im Sommer gesteckte Pflanzen erreichen auch darin nur geringere Zahlen: 20 % — 10 % — 7 %. Die Topfpflanzen bilden etwas weniger Holzstoff, ihre Durchschnittszahlen sind 20 % — 13 % — 9 % und die von Sommertöpfen 12 % — 8 %.

Noch geringer ist die Holzstoffproduktion in der Schattenkammer. Dort sind die Zahlen 11 % — 8 % — 8 % — 7 % und ähnlich verhalten sich die im ganz Dunkeln gezogenen.

Kochsalzpflanzen erzeugen nur wenig Holzstoff, durchschnittlich unten nur 9 %, weiter oben 7 % wie fast alle. Auch in diesem Verhältnis zeigen die mit halbnormal Kochsalz begossenen keinen Einfluß, sondern verhalten sich wie kochsalzlose Töpfe.

Die Entblätterung scheint die Holzstoffbereitung eher zu begünstigen, die Durchschnittszahlen sind 30 % — 15 % — 11 % — 8 %. Und noch höher zeigt sich das Verhältnis im untern Teil der entblüteten Pflanzen: 35 % — 14 % — 7 %.

Zusammenfassende Tabelle der Werte $\frac{H}{S}$.

		Minimum	Maximum	Durchschnitt
12 Normale Pflanzen	bei J_3	15	41	24
	bei J_6	10	23	14
	bei J_9	9	17	12
	bei J_{12}	8	13	9
	bei J_{15}	6	9	7
3 Sommerpflanzen	bei J_3	8	34	20
	bei J_6	7	16	10
	bei J_9	6	15	7

		Minimum	Maximum	Durchschnitt
20 Trog- und Topfpflanzen	bei J_3	11	35	20
	bei J_6	8	18	13
	bei J_9	7	13	9
3 Sommertopfpflanzen	bei J_3	11	14	12
11 Schattenpflanzen	bei J_3	7	17	11
	bei J_6	6	11	8
	bei J_9	6	9	8
	bei J_{12}	5	9	7
5 Gesalzene Pflanzen	bei J_3	7	11	9
	bei J_6	6	9	7
5 Halbgesalzene Pflanzen	bei J_3	9	41	20
	bei J_6	6	9	8
9 Entblätterte Pflanzen	bei J_3	13	39	30
	bei J_6	11	16	15
	bei J_9	9	12	11
	bei J_{12}	6	11	8
4 Entblütete Pflanzen	bei J_3	25	49	35
	bei J_6	10	16	14
	bei J_9	4	12	7

Leitungsfläche zu Holzfläche.

$$\frac{L}{H}$$

Setzen wir den Anteil an Holzstofffläche ins Verhältnis zu den Leitelementen, so steigt der Prozentsatz an Leitelementen von unten nach oben, d. h. die Leitelemente nehmen weniger rasch ab als die Holzelemente, doch ist dies nicht ganz durchweg der Fall.

Bei den normalen Gartenpflanzen bewegt sich der Durchschnitt von unten nach oben: 12 — 17 — 18 — 19 %, bei den Topfpflanzen 10 — 18 — 20 %, bei den jungen Topfpflanzen im Freien 19 — 22 %, bei den älteren 12 — 18 — 22 %, bei den Sommertopfpflanzen 14 — 20 %. In diesem Verhältnis bringt auch die Schattenkammer keine Veränderung hervor: 14 — 17 — 23 — 25 %. Auch im Dunkeln stellen sich die Zahlen auf 15—27 %.

Auch Kochsalz treibt Zähler und Nenner ungefähr gleichmäßig herunter, so daß die Zahlen der mit normaler Lösung behandelten 20—18 % und der mit halbnormaler behandelten, 19—18 % sozusagen dieselben sind. Auch aus der Entblätterung, 13 — 18 — 21 %, und der Entblütung, 9 — 14 — 12 % läßt sich nichts besonderes herauslesen.

Zusammenfassende Tabelle der Werte $\frac{L}{H}$.

		Minimum	Maximum	Durchschnitt
12 Normale Pflanzen	bei J_3	8	20	12
	bei J_6	12	22	17
	bei J_9	12	24	18
	bei J_{12}	15	27	19
8 Trogpflanzen	bei J_3	5	15	10
	bei J_6	11	27	18
	bei J_9	17	26	20
6 Junge Topfpflanzen	bei J_3	8	28	19
	bei J_6	12	32	22
6 Alte Topfpflanzen	bei J_3	9	15	12
	bei J_6	13	20	18
	bei J_9	17	28	22
3 Sommertopfpflanzen	bei J_3	12	18	14
	bei J_6	15	23	20
11 Schattenpflanzen	bei J_3	11	14	14
	bei J_6	15	20	17
	bei J_9	15	28	23
	bei J_{12}	15	30	25
4 Dunkelpflanzen	bei J_3	13	19	15
	bei J_6	18	33	27
5 Gesalzene Pflanzen	bei J_3	15	30	20
	bei J_6	10	26	18
5 Halbgesalzene Pflanzen	bei J_3	9	35	19
	bei J_6	12	26	18
9 Entblätterte Pflanzen	bei J_3	10	20	13
	bei J_6	8	25	18
	bei J_9	17	23	21
4 Entblütete Pflanzen	bei J_3	8	10	9
	bei J_6	10	23	14
	bei J_9	9	16	12

Bastfläche zu Hölzfläche.

$$\frac{B}{H}$$

Sehr klare, eindeutige Prozentzahlen ergibt das Verhältnis von Bast zu Holz. Von unten nach oben im Stengel werden die Zahlen dieses Verhältnisses rasch und stetig größer. Das beruht einerseits auf dem Abnehmen der Holzfläche, anderseits auf dem Zunehmen des Bastes. Weiter oben, wo der Bast naturgemäß in absoluten Zahlen abnimmt wegen dem allgemeinen Dünnerwerden des Stengels, nimmt er relativ zum Stengel immer noch zu.

Bei normalen alten Pflanzen steigt das Verhältnis sehr stark: 2 — 24 — 54 %. In den Trögen (7 — 28 — 60 %) und in den Töpfen (7 — 30 — 60 %) sind die Zahlen etwas höher im untern Teil und zeigen dasselbe Steigen. Ähnlich verhält sich die Schattenkammer, ihre Zahlen sind 7 — 26 — 47 — 62 %.

Auch die ganz im Dunkeln belassenen Pflanzen gehen von 11—56 %. Die mit halbnormal Kochsalzlösung behandelten zeigen mit 8—34 % wiederum keine Besonderheiten, die mit normal Kochsalzlösung behandelten dagegen starke Abweichung; infolge ihrer geringen Holzproduktion, aber weniger eingeschränkter Bastproduktion, ist das Verhältnis schon unten 37 % und steigt oben auf 75 %. Ähnlich verhalten sich die konstitutionell zurückgebliebenen: 25—71 %.

Auf dieses Verhältnis scheint weder das Entblättern, das die Zahlen 5 — 24 — 43 — 69 % aufweist, noch das Entblüten mit den Zahlen 2 — 21 — 71 %, einen Einfluß zu haben.

Zusammenfassende Tabelle der Werte $\frac{B}{H}$.

		Minimum	Maximum	Durchschnitt
12 Normale Pflanzen	bei J_3	1	6	2
	bei J_6	8	34	24
	bei J_{9-15}	37	96	55
8 Trogpflanzen	bei J_3	2	8	7
	bei J_6	16	34	28
	bei J_9	44	74	60
10 Topfpflanzen	bei J_3	1	11	7
	bei J_6	15	56	30
	bei J_9	31	81	60
11 Schattenpflanzen	bei J_3	4	12	7
	bei J_6	16	34	26
	bei J_9	30	57	47
	bei J_{12}	40	76	62
5 Dunkelpflanzen	bei J_3	5	18	11
	bei J_6	32	109	56
5 Gesalzene Pflanzen	bei J_3	16	47	37
	bei J_6	67	96	75
5 Halbgesalzene Pflanzen	bei J_3	2	12	8
	bei J_6	31	58	34
3 Zurückgebliebene Pflanzen	bei J_3	22	28	25
	bei J_6	54	92	71
9 Entblätterte Pflanzen	bei J_3	1	11	5
	bei J_6	17	40	24
	bei J_9	31	63	43
	bei J_{12}	49	87	69
4 Entblütete Pflanzen	bei J_3	1	3	2
	bei J_6	12	37	21
	bei J_9	40	92	71

Zahl und Größenverhältnisse der Gefäße.

Für die Leitung ist nicht nur die Anzahl der Gefäße von Wichtigkeit, sondern auch die Größenverhältnisse, die Lage der größten Gefäße und der maximale Durchmesser. Es ist nun von Interesse zu sehen, daß die großen Gefäße im unteren Teil des Pflanzenstengels gegen das Zentrum zu liegen, während sie im oberen Teil an der Peripherie verteilt sind. Die Abnahme der Gefäße gegen die Peripherie im untern Teil hängt aller Wahrscheinlichkeit nach mit der zunehmenden Größe der Gesamt-Transpirationsfläche zusammen, die im Laufe der Entwickelung der Pflanzen sich geltend macht. Die Zunahme des Gefäßdurchmessers gegen die Peripherie in den obersten Internodien entspricht aber der Zunahme der Transpirationsfläche der obersten Blätter selbst.

Die maximalen Durchmesser der Gefäße sind oben kleiner als unten, immerhin treffen wir die größten nicht zu unterst, sondern in einer gewissen Höhe, wie aus den verschiedenen Tabellen der ausführlich mitgeteilten Pflanzenanalysen zu ersehen ist. Ähnlich ist auch die größte Stengeldicke nicht ganz unten, sondern etwa in $^1/_7$ der Pflanzenhöhe (siehe Seite 18).

Die jung verarbeiteten normalen Pflanzen zeigen durchschnittlich maximale Durchmesser von 45 μ. Die großen Gefäße bilden sich erst später. Die älteren Pflanzen weisen im dritten Internodium ein Durchschnittsmaximum von 116 μ auf (aus 18 Pflanzen), das größte Gefäß mißt 138 μ. Im sechsten Internodium, das meistens ja auch einen größeren Stengeldurchmesser aufweist, erhöht sich der Durchschnitt auf 120 μ, um weiter oben auf 105 μ, dann auf 95 μ zu gehen, die obersten Pflanzenschnitte ergaben durchschnittlich 61 μ. Die erst im Sommer gesteckten Pflanzen haben etwas geringere Zahlen, von unten nach oben 97 μ — 108 μ — 71 μ. In den Töpfen und Trögen bilden sich nicht so große Gefäße aus, die durchschnittlichen Maxima (Mittel von 23 Pflanzen) sind 88 μ — 87 μ — 70 μ — 61 μ bei einem absoluten Maximum von 120 μ. Auch hier stehen die Sommertöpfe mit 80 μ noch etwas tiefer.

Die leicht gebauten, hohlen Stengel der Schattenkammerpflanzen zeigen kleinere Gefäßmaxima als die normalen, nämlich von unten nach oben 110 μ — 101 μ — 93 μ — 73 μ — 56 μ (Mittel aus 11 Pflanzen) bei einem absoluten Maximum von 133 μ im dritten und 124 μ im sechsten Internodium. Die in noch intensiverer Dunkelheit durchgebrachten Pflanzen zeigen noch kleinere Maxima, nämlich 82 μ — 74 μ — 46 μ.

Eine Hemmung für die Bildung großer Gefäße ist auch der Kochsalzzusatz. Während die mit halbnormaler Lösung behandelten Töpfe wiederum keine Beeinflussung zeigen, sondern mit 89 μ — 60 μ — 40 μ ähnliche Verhältnisse wie normale Töpfe zeigen, sind die Masse der mit normaler Kochsalzlösung behandelten auf 56 μ — 45 μ — 31 μ heruntergegangen. Deren größtes Maximum im dritten Internodium beträgt 87 μ, das kleinste Maximum 35 μ.

Bei den im Freien spontan zurückgebliebenen Pflanzen hat eine sogar ein Maximum von nur 22 μ.

Das nachträgliche Entblättern oder Entblüten hat keinen wesentlichen Einfluß mehr auf die Bildung maximaler Gefäße, die Durchschnitte von unten nach oben bei den Entblätterten sind 106 μ — 110 μ — 84 μ — 59 μ und bei den Entblüteten 113 μ — 95 μ — 57 μ.

Zusammenfassende Tabelle der maximalen Gefäßdurchmesser.

		Kleinster maximaler Gefäß-durchmesser μ	Größter maximaler Gefäß-durchmesser μ	Durchschnitt der maximalen Gefäß-durchmesser μ
5 Junge normale Pflanzen	bei J_3	29	60	45
18 Ältere normale Pflanzen	bei J_3	107	138	116
	bei J_6	103	135	120
	bei J_9	87	124	105
	bei J_{12}	87	120	95
	bei J_{15}	35	103	61
3 Sommerpflanzen	bei J_3	87	107	97
	bei J_6	97	120	108
	bei J_9	49	99	71
23 Trog- und Topfpflanzen	bei J_3	60	113	88
	bei J_6	54	120	87
	bei J_9	60	97	70
	bei J_{12}	32	97	61
3 Sommertöpfe	bei J_3	76	87	80
	bei J_6	44	56	51
12 Schattenpflanzen	bei J_3	87	133	110
	bei J_6	92	124	101
	bei J_9	87	113	93
	bei J_{12}	62	97	73
	bei J_{15}	38	65	56
8 Dunkelpflanzen	bei J_3	54	107	82
	bei J_6	54	107	74
	bei J_9	30	60	46
5 Gesalzene Pflanzen	bei J_3	40	87	56
	bei J_6	33	65	54
	bei J_9	27	32	31
5 Halbgesalzene Pflanzen	bei J_3	65	130	89
	bei J_6	38	97	60
	bei J_9	27	54	40
5 Spontan zurückgebliebene Pflanzen	bei J_3	22	76	48

		Kleinster maximaler Gefäßdurchmesser μ	Größter maximaler Gefäßdurchmesser μ	Durchschnitt der maximalen Gefäßdurchmesser μ
9 Entblätterte Pflanzen	bei J_3	89	120	106
	bei J_6	87	135	110
	bei J_9	65	92	84
	bei J_{12}	33	70	59
4 Entblütete Pflanzen	bei J_3	97	124	113
	bei J_6	65	107	95
	bei J_9	44	92	57

Zur Tabelle ist noch zu bemerken, daß die Bezeichnungen J_6, J_9, J_{12} naturgemäß bei den verschiedenen Versuchskategorien nicht gleichwertig sind und daher noch andere Umstände berücksichtigt werden müssen, wenn man Vergleiche anstellen will. Man kann z. B. die obersten Internodien vergleichen; diese heißen jedoch bei großen Pflanzen J_{15} usw., bei kleineren kann schon J_6 oder J_9 das oberste bedeuten und ist also mit jenem J_{15} in Beziehung zu setzen und nicht mit dem J_6 oder J_9 der großen Pflanzen, welche Internodien der unteren Stengelhälfte darstellen.

Interessante Daten zeigt auch die Zusammenstellung der Zahl der Gefäße beim dritten Internodium und deren Verteilung auf die Größenkategorien (deren Bestimmung siehe unter Methodik). Die Anzahl der Gefäße ist naturgemäß in erster Linie vom Alter der Pflanze zur Zeit der Verarbeitung abhängig. Eine ganz junge Pflanze hat selbstverständlich nur eine relativ kleine Zahl von Gefäßen. So wies eine Keimpflanze von 9 cm Höhe, die erst ein einziges Blattpaar besaß, nur 100 Gefäße auf und diese nur vom Durchmesser 20—30 μ. Eine andere Keimpflanze desselben Alters (23 Tage) hatte zwar eine Höhe von 19 cm, aber das zweite Blattpaar war noch winzig; die Zahl der Gefäße beträgt 110. Eine ebenso junge, aber größere Pflanze mit vier Blattpaaren hat dann schon 220 Gefäße der Größe 2 (22 μ Durchmesser) und 70 Gefäße der Größe 4 (44 μ Durchmesser). Bei diesen drei Pflanzen messen die maximalen Gefäße nur 29 μ resp. 41 μ und 49 μ Durchmesser, doch schon eine Pflanze vom Alter von 51 Tagen zeigt ein Gefäß von 135 μ, eine Zahl, die von den ausgewachsenen Pflanzen nicht übertroffen wird. Zu diesem großen Gefäß gesellen sich 120 der größten Kategorie 10 (= 107 μ), 150 von Größe 8, 220 von Größe 5 und 590 von Größe 3. Bei den ausgewachsenen normalen Pflanzen variiert die Zahl der Gefäße von ungefähr 2000 bis 30 000. Eine große Pflanze mit 26 670 Gefäßen verteilt diese Zahl folgendermaßen auf die Größenkategorien: 11 500 Größe drei, 10 850 Größe sechs, 4130 Größe acht und 190 Größe zehn. In den Töpfen bleiben die Pflanzen viel kleiner, bilden daher auch kleinere und weniger Gefäße aus. Unter 15 Töpfen zählt

der mit der geringsten Zahl 830 Gefäße (700 Dreier und 130 Fünfer); die größte Zahl beträgt 5710 (4000 Dreier, 1260 Sechser und 450 Achter).

Die Schattenpflanzen bilden im ganzen etwas kleinere und weniger Gefäße aus. Ein Durchschnitt von 11 Pflanzen zeigt 950 kleine, 811 mittlere und 201 große Gefäße. Die Extreme sind folgende: Eine kleine alte Pflanze besitzt 800 Dreier, 650 Fünfer und 250 Siebner, also 1700 Gefäße, die größte 1500 Dreier, 850 Fünfer und 500 Siebner, also 2850 Gefäße.

Die zeitweise in ganz starker Dunkelheit gehaltenen, knapp lebenden Pflanzen brachten auch nur 150—1680 Gefäße hervor. Während die Behandlung mit halbnormaler Kochsalzlösung keinen sichtbaren Einfluß hinterläßt, die 5 Pflanzen zählen 980—6700 Gefäße von teils großen Dimensionen, ist die Reduktion bei den mit normal Kochsalzlösung behandelten bedeutend. Die Zahl variiert nur noch von 330—1020 und nur eine Pflanze weist die Größenkategorie 7 (76 μ) auf, während zwei schon bei den Fünfern, zwei gar bei den Dreiern aufhören.

Die kleinsten Zahlen zeigen wiederum einige spontan vollständig zurückgebliebene Pflänzlein, von welchen das schlimmste ein Zwerg ist, der es in 174 Tagen nur zu einem ganz kleinen Blattpaar gebracht hat (Transpirationsfläche 8 cm^2) bei allerdings 30 cm Höhe und zu 150 kleinen Gefäßen.

Bei den entblätterten und den geköpften Pflanzen war kein Einfluß auf Zahl und Größe der Gefäße zu verspüren.

Zusammenfassende Tabelle über die Zahl der Gefäße auf dem untersten Schnitt.

	Gefäßgröße [1]	Minimalzahl	Maximalzahl	Durchschnittszahl
8 Junge normale Pflanzen . .	kleine G.	100	600	334
	mittlere	0	310	96
	große	0	270	45
	total	100	1 080	**475**
10 Ältere normale Pflanzen . .	kleine	850	11 500	2 958
	mittlere	800	10 850	2 730
	große	250	4 320	1 447
	total	2 100	26 670	**7 135**
3 Sommertöpfe	kleine	310	3 420	1 488
	mittlere	470	1 670	810
	große	0	860	433
	total	790	5 950	**2 731**

[1]) Kleine Gefäße = 22—44 μ, mittlere Gefäße = 54—76 μ, große Gefäße = 87—107 μ durchschnittlich.

	Gefäß-größe	Minimal-zahl	Maximal-zahl	Durch-schnitts-zahl
23 Trog- und Topfpflanzen . .	kleine	500	4 000	1 487
	mittlere	60	1 380	522
	große	0	470	91
	total	830	5 710	**2 100**
11 Schattenpflanzen	kleine	370	1 500	953
	mittlere	350	1 160	811
	große	0	600	201
	total	1 700	2 850	**1 965**
8 Dunkelpflanzen	kleine	150	1 190	662
	mittlere	0	410	151
	große	0	440	91
	total	150	1 680	**904**
5 Gesalzene Pflanzen.	kleine	330	700	490
	mittlere	0	320	110
	große	0	0	0
	total	330	1 020	**600**
5 Halbgesalzene Pflanzen . .	kleine	500	5 200	1 802
	mittlere	250	920	516
	große	0	580	116
	total	980	6 700	**2 434**
5 Spontan zurückgebliebene Pflanzen	kleine	130	400	202
	mittlere	0	285	77
	große	0	0	0
	total	130	525	**279**
9 Entblätterte Pflanzen . . .	kleine	1 300	9 600	2 994
	mittlere	650	4 800	1 908
	große	0	3 930	1 167
	total	2 550	18 330	**6 069**
4 Entblütete Pflanzen	kleine	2 940	4 680	3 978
	mittlere	1 000	3 670	1 942
	große	260	1 550	876
	total	4 300	9 900	**6 796**

Verdunstungsmessungen mit Kobaltpapier.

Kobaltchlorid hat die Eigenschaft, in trockenem Zustande blau, in feuchtem rot zu sein. Durch Auflegen von trockenem, mit Kobaltchlorid getränktem Papier auf einen Gegenstand kann man erkennen, ob dieser Feuchtigkeit abgibt; in diesem Falle schlägt die Farbe nach einiger Zeit in Rot um. Diesen Umstand benutzte Stahl, um die Transpiration von Blättern zu demonstrieren. Livingston verbesserte die Methode, indem er einen leicht handlichen Apparat dazu erfand und die Messungen quantitativ ausführte und die Verdunstung des Blattes auf die

Verdunstung einer freien Wasseroberfläche bezog. Dieses Verhältnis nannte er die Verdunstungskraft (Transpiring power). Über diese Verdunstungskraft hat seither Bakke (1914) u. a. gearbeitet. Livingston hatte eine Flasche mit Wasser gefüllt bis auf 1 mm und darüber trockenes Kobaltchloridpapier gespannt, sodann die Zeit gemessen, die verstrich, bis das blaue Papier rosa geworden war. Naturgemäß war dies eine schwierige Messung, da die geringste Bewegung die Wasseroberfläche in Berührung mit dem Papier brachte und dieses sofort naß machte. Renner hat gezeigt, daß mit Wasser gesättigtes Filtrierpapier gleich schnell Wasser verdunstet wie eine freie Wasseroberfläche. Dies führte zu einer Reihe Verbesserungen der Methode[1]).

Der Apparat, den ich anwandte, ist ein Blechkästchen (in der Figur A : k) von etwa 11 cm Länge, 3 cm Breite und 3 cm Höhe. Die 1—2 mm vertieft eingelassene Decke hat auf der einen Seite ein rundes Loch (1), der übrige Teil wird mit einem Objektträger (o) bedeckt. In das mit Wasser gefüllte Kästchen wird ein Filtrierpapierstreifen (f) gesteckt, dessen oberes Ende über den Objektträger gelegt wird. Dieses kapillar stets naß gehaltene Filtrierpapier verdunstet wie eine freie Wasseroberfläche. Darüber legt man eine objektträgerförmige Hartgummiplatte (h) von 1 mm Dicke, in die zwei kreisrunde Löcher (r und ra) von 8 mm Durchmesser gebohrt sind. Darüber läßt sich ein mit Klebtaft (t) ans Kästchen befestigter Objektträger klappen, der auf seiner Oberseite mit Papier (p) überzogen ist, das an denselben Stellen kreisrunde Löcher enthält wie die darunterliegende Platte. Auf der Unterseite dieser Glasplatte wird über das eine Loch (r_{1a}) ein Stück Kobaltpapier geklebt. Dieses befindet sich bei zugeklapptem Apparat auf dem Loch der Hartgummiplatte stets gleichmäßig 1 mm über dem nassen Filtrierpapier und behält daher eine gleichmäßige rosa Farbe. Über das andere Loch (r_1) legt man auf die Hartgummiplatte trockenes blaues Kobaltpapier, klappt rasch zu und bestimmt mit der Stoppuhr die Zeit, bis das blaue Papier den rosa Ton des danebenliegenden Papieres angenommen hat. Wie bei allen Bestimmungen, die auf Farbwechsel beruhen, braucht es längere Übung, bis man mit einiger Genauigkeit und Gleichmäßigkeit den Zeitpunkt der Farbübereinstimmung trifft. Es liegt darin naturgemäß ein subjektiver Faktor.

Das benutzte Meßpapier muß sehr gut und fein sein. Es wurde A. Juckers Nr. 1214, 70 : 100 benutzt. Dieses wurde mit 3 %iger Kobaltchloridlösung getränkt, getrocknet und in einzelne Quadratzentimeter zerschnitten. Während der Messungen müssen diese Papierchen stets trocken gehalten werden. Ein Exsikkator genügte dazu nicht, da bei dem häufigen Öffnen zum

---

[1]) Anmerkung während des Druckes. Neuerdings schlagen Livingston und Shreve eine ganze Reihe Verbesserungen der Methode vor: Improvements in the method for determining the transpiring power of plant surfaces by hygrometric paper. Plant World 19, 1916, S. 287—309.

Herausnehmen von Papierchen die austrocknende Wirkung desselben viel zu gering ist. Vielfach wird das Papierfetzchen direkt vor dem Gebrauch über einer Spiritus- oder Azetylenlampe getrocknet. Da ich aber die Versuche an den Pflanzen im Freien vornehmen wollte, sollte eine gegen Wind geschützte Flamme verwendet werden. Eine etwa 40 cm hohe Konservenbüchse wurde auf einem Brett befestigt, unten Luftlöcher angebracht und eine Spirituslampe hineingestellt. Oben wurde eine Blechschale hineingehängt, in welche die Papierchen kommen, darüber eine Glasplatte gelegt. In dieser warmen trockenen Luft blieben die Papierchen stets gut blau und wurden doch nicht zu heiß. Dieser Apparat ist leicht tragbar, so daß man ihn zu den zu messenden Pflanzen tragen kann.

Für die Messung am Blatt wurde eine Drahtfederkluppe (d der Figur B) benutzt. An die beiden vorderen Enden sind Metallstreifen (m) befestigt, an welche kleine Glasrechtecke (g) geklebt sind, so daß man den zu messenden Blatteil zwischen die zwei Glasplatten (g_1 und g_2) klemmt. Der Druck ist so gering, daß die Beschädigung des Blattes ausgeschlossen ist. Dies ist natürlich Bedingung, da eine beschädigte Stelle sofort eine andere größere Verdunstung aufweist. Ein Papierchen wird zwischen Pflanzenblatt und Glasdecke gebracht und wiederum mit der Stoppuhr die Zeit bestimmt, die verrinnt, bis das blaue Papierchen die rosa Farbe des daneben gehaltenen, nicht getrockneten Papieres angenommen hat.

Dadurch, daß das Papierchen in dem Moment des Messens von Glas bedeckt ist, ist der Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf das Papier ausgeschaltet. Die Zeit ist aber von der Temperatur abhängig. Mit höherer Temperatur steigt die Dampfspannung an der Blattoberfläche und die Reaktionszeit wird verkürzt. Nach Livingston und Bakke geschieht dies im selben Maße bei den Wasseroberfläche-Messungen wie bei den Blattmessungen, so daß der Quotient, der Verdunstungskraftindex, von der Temperatur unabhängig wird. Dies setzt voraus, daß das Blatt dieselbe Temperatur hat wie die umgebende Luft und besonders wie der Apparat, in dem die Verdunstung der freien Wasseroberfläche gemessen wird. Den Unterschied der Temperatur zwischen Blatt und umgebender Luft nimmt Livingston als so gering an, daß man ihn vernachlässigen könne, da er innerhalb der ziemlich großen Fehlerquellen der Meßmethode liegt. Da es nun sehr zeitraubend und umständlich ist, bei jeder Blattmessung auch wieder eine Blattoberflächenmessung bei derselben Temperatur zu machen, suchte man, sich eine Tabelle für die letzteren zu konstruieren.

Bakke hat empirisch eine Kurve konstruiert, aus der für sein Papier die Temperaturen von 25°—39° die Anzahl Sekunden des Wasseroberflächen-Koeffizienten herausgelesen werden kann. In ihrer neuesten Arbeit (1916) benutzen Trelease und Livingston dazu die Dampfdruckkurve, indem die Zeit dem maximalen Dampfdruck umgekehrt proportional sei. Ob

dies bei jedem Fall und bei jeder Temperatur verwendbar ist, dürfte wohl erst durch reichliche Experimente in dieser Richtung eruiert werden. Rechne ich die Dampfdruckkurve in Bakkes experimentell bestimmte Kurve hinein, so stimmt es nicht besonders gut. Eine konstruierte Kurve hat den Vorteil, nicht nur die späteren Messungen zu vereinfachen, sondern auch von den Zufälligkeiten einzelner Messungen unabhängig zu machen.

Es wurden nun aus einer großen Zahl Messungen verschiedener Tage zwischen 9° und 19° C die Mittel gebildet und in ein Koordinatensystem eingetragen, in welchem die Abszissen die gemessenen Sekundenzahlen sind und die Ordinaten die Temperaturen (siehe Figur). Zu dieser empirisch gefundenen Kurve wurde die Dampfdruckkurve konstruiert (in der Figur: b — b). Für die vorkommenden Temperaturen stimmt sie gut überein, so daß sie mit Vorteil benutzt werden kann zur Berechnung der Verdunstungskraftindices.

W bedeutet die Zeit in Sekunden, die das Papier zum Farbwechsel über freier Wasseroberfläche braucht,

B diejenige über dem Blatt, dann ist

$$\frac{W \cdot 100}{B} \text{ der Verdunstungskraftindex.}$$

W wechselt nun seinen Wert mit der Temperatur nach der Dampfdruckkurve. Bei unserem Papier brauchte es z. B. bei 11° C 38 Sekunden zur Rötung.

$$W_{11^0} = 38$$

Das W bei einer Temperatur t verhält sich nun zu W_{11^0} umgekehrt proportional wie die Dampfspannung, also wie Dampfspannung D_{11^0} zu D_t.

$$\frac{W_t}{W_{11^0}} = \frac{D_{11^0}}{D_t}$$

$$W_t = \frac{D_{11^0} \cdot W_{11^0}}{D_t} = \frac{D_{11^0} \cdot 38}{D_t}$$

Aus den Dampfspannungstabellen nach Regnault ersieht man

$$D_{11^0} = 9{,}792$$

also $$W_t = \frac{9{,}8 \cdot 38}{D_t} = \frac{372{,}4}{D_t}$$

Nun kann für jede Temperatur die Dampfspannung aus den Tabellen genommen werden und auf die einfachste Weise die Kurve der W_t konstruiert werden (siehe Figur).

Die Messungen.

Die Sonnenblumen, die für diese Messungen verwendet wurden, standen größtenteils auf der großen Terrasse des Institutes. Es wurden aber auch solche unten mitten im Garten

gemessen. Ein Unterschied wegen des Standorts hat sich bei den Messungen nicht gezeigt. An den Pflanzen wurde jedesmal ein möglichst tiefliegendes Blatt gemessen, eines aus der Mitte und eines möglichst hoch oben. Die Auswahl ist aus der Tabelle ersichtlich, indem bei jedem Blatt seine Nummer angegeben ist, d. h. das wievielte Blatt der Pflanze von unten an gezählt es ist, sowie die Insertionshöhe des Blattes über dem Boden am Stengel. Daneben ist zum Vergleich noch die Gesamthöhe der Pflanze angegeben.

Zur Messung wurden normale, im Frühling 1916 gesteckte Pflanzen genommen, ferner in der Schattenkammer gezogene. Beide Kategorien wurden Mitte Juli gemessen, während sie noch in vollem Wachstum begriffen waren und dann wieder sechs Wochen später, als sie in voller Blüte waren. Das Wachstum ersieht man auf der Tabelle an den Schattenpflanzen, wo beide Male dasselbe Exemplar benutzbar war: die Gesamthöhe der Pflanze betrug bei der ersten Messung 137 cm, bei der zweiten 242 cm. Ferner wurden Sommerpflanzen verwendet, d. h. solche, die viel später gesetzt worden waren und bei der Messung im September erst Knospen hatten, die das Wachstum also noch nicht ganz beendet hatten. Der Sommer 1916 war insofern ungünstig, als die andauernde nasse Witterung den Pflanzen sehr schadete. Sie bekamen Läuse und bei vielen fanden sich an der Unterseite der Blätter unter der Epidermis Maden. Nicht nur zeigten die Blätter große Unebenheiten, über welche nicht gemessen werden konnte, sondern es waren natürlich die Blätter oder mindestens Blatteile mit Läusen und Maden durchaus unbrauchbar. Die Sommerpflanzen, die ihre Hauptentwickelung in der Schönwetterzeit von Mitte Juli bis Mitte August genommen hatten, waren schön und gesund.

Die notwendigen meteorologischen Daten wurden jedesmal notiert (siehe Tabelle), die Sonnenbedeckung, die Bewölkung, die relative Feuchtigkeit, der Wind. Der Wind, auch wenn er gering ist, hat den Nachteil, die Temperatur vielfach rasch zu verändern; die angesammelte Wärme um die Pflanze macht kühlerer Luft Platz usw.

Die Lichtintensitäten sind in der Bunsen-Roscoe-Einheit angegeben, sowohl die Gesamtintensität als die des diffusen und des direkten Lichtes. Für die Lichtverhältnisse im Schattenkasten sei auf das Kapitel der Schattenpflanzen verwiesen.

An jedem Blatt wurden eine Reihe, in der Regel 5, Messungen auf der Oberseite und ebensoviele auf der Unterseite vorgenommen. Das Mittel der Messungen findet sich auf der Tabelle. Diese Zahl wird dann ins Verhältnis zu der entsprechenden der freien Wasseroberfläche gesetzt, woraus der Index sich ergibt.

Normale Pflanzen.

Die jungen normalen Pflanzen weisen alle sehr ähnliche Zahlen auf, die Frühlingspflanzen wie die Sommerpflanzen; die Verschiedenheiten halten sich alle innerhalb der Fehlergrenzen

der Methode. Es zeigt sich, wie zu erwarten ist (und worauf noch zurückzukommen ist), daß die Unterseite der Blätter mit durchschnittlich 87 % stärker verdunstet als die Oberseite mit 68 %. Immerhin ist der Unterschied nicht sehr groß; die Oberseite nimmt an der Verdunstung doch noch einen regen Anteil.

Bemerkenswert ist das Ergebnis, daß die untersten, mittleren und obersten Blätter bei gleichmäßiger Belichtung keine Unterschiede zeigen, solange sie frisch sind. Hört die gleichmäßige Versorgung der unteren Blätter auf, so verdorren, verwelken, vergilben sie. Doch ist damit nicht gesagt, welches die Ursache und welches die Wirkung ist. Auf jeden Fall trägt der Lichtmangel bei den unteren Blättern viel zum Abdorren bei, freistehende Exemplare behalten mehr Blätter.

Bei den ausgewachsenen, blühenden Pflanzen verdunsten die Blätter schon bedeutend weniger. An der unteren Hälfte ist das meiste abgedorrt, das 21. Blatt war das unterste, das noch annähernd normal aussah, allerdings auch schon vergilbte Teile aufwies. Die Verdunstung ist bedeutend herabgesetzt auf 11 % und 16 %, diese kommen bald nicht mehr in Betracht. Aber auch die noch gesunden oberen Blätter verdunsteten nur noch etwa die Hälfte von dem, was sie 6 Wochen vorher im vollen Wachstum abgegeben hatten, die Oberseite 28 gegen 68, die Unterseite 53 gegen 87. Selbstverständlich hängt die Verdunstungsgröße von der Intensität der Belichtung und von der Temperatur überhaupt ab.

Schattenpflanzen.

Gehen wir über zu den Schattenpflanzen, so zeigt sich, wie zu erwarten war, eine bedeutend verminderte Verdunstung. Trotzdem auch schon im jüngeren Stadium die wenigsten Blätter gesund waren, läßt sich erkennen, daß die Oberseite etwa 10 %, die Unterseite etwa 20 % geringeren Verdunstungskraftindex hat, ebenfalls gleichmäßig von unten bis oben an der Pflanze. Daß das unterste gemessene Blatt geringere Zahlen aufweist, dürfte seiner Krankheit zuzuschreiben sein. An der ausgewachsenen Pflanze bot das Messen Schwierigkeiten. Es fanden sich nur noch im obersten, während der Schönwetterperiode gewachsenen Teil verwendbare Blätter. So konnte nur noch in der Höhe von 174 cm und 228 cm gemessen werden, also kein Blatt mehr, das 6 Wochen früher gemessen worden war, als die ganze Pflanze erst 137 cm hoch war. Mit Ausnahme der Oberseite des einen Blattes, die nicht normal schien, zeigte sich eine durchschnittliche 10prozentige Verminderung des Index durch das Altern. Bei den Schattenpflanzen ist auch der Unterschied zwischen Ober- und Unterseite geringer.

Zum Vergleich wurden einige Messungen an in der Nähe wachsenden Erbsen vorgenommen, an deren glatten Blättern die Messungen leichter durchzuführen sind. Es ergab sich 80 % auf der Oberseite, etwa 100 % auf der Unterseite. Die Unterseite verdunstet also ähnlich wie eine freie Wasseroberfläche, ein recht hoher Betrag.

Zusammenfassende Tabelle der Transpirationskraft.

Nr.		Alter in Monaten	Datum	Tageszeit	Sonne	Bewölkung	Relative Feuchtigkeit %	Wind	Lichtintensität Jg	Jd	Js	Temperatur Grad Celsius	Höhe der Pflanze cm	Blattnummer	Blatthöhe am Stengel cm	Zeitkoeffizient in Sekunden: Wasseroberfläche	Blatt Oberseite	Blatt Unterseite	Index der Transpirationskraft in % = $\frac{W \cdot 100}{B}$: Oberseite	Unterseite	Ganzes Blatt	Bemerkungen
									in Bunsen-Roscoe-Einheit.													
408	Normale Pflanze .	3	14. VII.	9^{30}	3–4	6	70	0–1	840	560	280	18	88	19	58	24	36	26	67	92	80	
														27	81	24	34	26	71	92	81	
432	,, ,, .	3	,,	10	2	7	65	0–1	620	620	—	19	132	12	38	23	36	26	64	88	76	
														33	96	23	34	26	68	88	78	
														41	118	23	34	28	68	82	72	
441	Normale Sommerpflanze	3	11. IX.	9^{30}	3	7	67	0	520	330	190	19	207	14	67	23	33	27	70	85	78	Durchschnitt: 68 · 87 · 77.
														25	106	23	34	27	68	85	77	
														46	174	23	33	27	70	85	78	
442	Normale Sommerpflanze	3	,,	10^{30}	3–4	7	66	0	600	350	250	20	180	12	58	21	32	24	66	88	77	
														28	113	21	32	24	66	88	77	
														44	162	21	32	24	66	88	77	
436	Normale Pflanze .	4	25. VIII.	2^{30}	4	0	46	0	560	330	230	25	212	21	67	16	150	100	11	16	14	Blätter fast abgedorrt.
														34	118	16	60	30	27	53	40	
														50	186	16	56	30	29	53	41	
425	Schattenpflanze .	3	14. VII.	11	2–3	6–9	60	0–1	—	310	—	19	137	10	45	23	58	56	40	41	41	Blätter unter der Epidermis stellenweise mit Maden.
														18	91	23	38	36	60	64	62	
														28	133	23	50	37	46	62	54	
425	,, .	4	25. VIII.	4	4	0	46	0	—	260	-	25	242	31	174	16	80	30	20	53	37	
														49	228	16	30	30	53	53	53	
	Pisum sativum . .		14. VII.	10^{45}	2	6	60	0	620	620	- -	19	—	—	—	23	29	23	79	100	90	

Wenngleich die frischen Blätter von unten bis oben bei gleicher Belichtung eine gleichmäßige Verdunstungsmöglichkeit besitzen, so fangen die untersten Blätter doch sehr früh an, abzudorren, während oben noch lange neue entstehen. So trägt die Pflanze immer neben den voll arbeitenden Blättern solche, die wenig bis gar nicht mehr arbeiten in verschiedenen Stadien des Vergilbens und Verdorrens; und ein relativ schwaches, erst anfangendes Vergilben setzt die Verdunstung schon sehr stark herab.

Zählung der Spaltöffnungen.

Um die Verdunstung in Beziehung bringen zu können, wurden an einzelnen Blättern von normalen Pflanzen und von Schattenpflanzen die Spaltöffnungen gezählt. Um sie sichtbar zu machen, wurden die Blattstücke aus dem Alkohol für zwei bis drei Tage in Milchsäure gebracht, hierauf etwa für einen halben Tag in Eau de Javelle, bis sie vollständig weiß erschienen. Die nun leicht brüchigen Stückchen wurden sodann gehärtet durch Erwärmen in Alkohol. Dieses Präparat wurde auf einen in Quadrate geteilten Schirm projiziert und an geeigneten Stellen die Spaltöffnungen innerhalb eines Quadrates gezählt. Es ist dies wegen der Behaarung nicht an allen Stellen gleich gut möglich. Da das Blatt von vielen Nerven durchzogen ist, deren Fläche nicht diese Spaltöffnungen zeigt, darf man nicht etwa die an geeigneten Stellen gezählten Spaltöffnungen mit der Oberfläche des Blattes multiplizieren, um die Gesamtzahl zu erhalten. Es wurden je 10 Messungen vorgenommen. Die kleinen Quadrätchen enthielten $\frac{1}{22}$ mm², so daß der Zahlendurchschnitt mit 22 multipliziert die Anzahl auf einen Quadratmillimeter entfallenden Spaltöffnungen ergibt.

An der normalen Pflanze Nr. 436 ergaben sich folgende Zahlen:

			Durchschnitt	Auf 1 mm²
Blatt Nr. 21:	Oberseite	8, 6, 8, 6, 7, 6, 10, 8, 12, 7	= 7,8	= 172
	Unterseite	15, 8, 12, 7, 7, 8, 13, 10, 10, 12	= 10,2	= 224
Blatt Nr. 40:	Oberseite	11, 13, 12, 10, 12, 10, 11, 9, 8, 12	= 10,8	= 238
	Unterseite	14, 11, 19, 14, 13, 16, 17, 16, 18, 12	= 15,0	= 330
Blatt Nr. 50:	Oberseite	8, 11, 7, 13, 6, 11, 13, 8, 11, 10	= 9,8	= 216
	Unterseite	16, 16, 18, 17, 21, 18, 12, 14, 15, 15	= 16,2	= 356

An der Schattenpflanze Nr. 425 wurden folgende Spaltöffnungszahlen gewonnen:

			Durch-schnitt	Auf 1 mm²
Blatt in Stengelmitte	Oberseite	8, 13, 7, 11, 8, 7, 7, 9, 11, 8	= 8,9	= 196
	Unterseite	10, 9, 13, 13, 18, 16, 15, 15, 14, 16	= 13,9	= 306
Blatt oben am Stengel	Oberseite	7, 8, 5, 9, 9, 11, 8, 10, 8, 10	= 8,5	= 187
	Unterseite	14, 12, 13, 14, 11, 15, 15, 15, 12, 11	= 13,2	= 290

Die Schattenpflanzen weisen wesentlich weniger Spaltöffnungen auf als die normalen Pflanzen, immerhin sind die Unterschiede nicht so groß wie diejenigen der Verdunstungskraft. Das Weniger an Verdunstung bei den Schattenpflanzen (etwa $^2/_3$ der entsprechenden Indexzahlen der Sonnenpflanzen) drückt sich also auch in einem Weniger an Spaltöffnungen aus.

Aus diesen paar Messungen läßt sich schon ersehen, daß das Verhältnis der Spaltöffnungszahl der Blattoberseite zur Blattunterseite ungefähr dasselbe ist wie das Verhältnis der entsprechenden Transpirationskraftindices.

Zusammenfassung.

Aus den vorliegenden Untersuchungen geht hervor, daß bei *Helianthus annuus* zwischen der Transpirationsfläche, d. h. Blattoberfläche und der Leitungsfläche, der Querfläche sämtlicher Gefäße eines bestimmten Stengelquerschnittes, eine gesetzmäßige Beziehung besteht.

Diese Gesetzmäßigkeit wird aber meistens dadurch verdeckt, daß die zuerst gebildeten Blätter zur Zeit der Ausbildung der Gefäße nicht mehr frisch erhalten sind und daher ihre ursprüngliche Transpirationsfähigkeit nicht mehr besitzen.

Die Gesetzmäßigkeit gelangt am klarsten zum Ausdruck

a) bei Sonnenpflanzen, wenn die abgedorrten, unteren Blätter bei der Berechnung hinzuergänzt werden;

b) besonders deutlich bei den Schattenpflanzen, bei denen die Transpirationsintensität der einzelnen Blätter viel gleichmäßiger ist als bei den im Beet im Freien wachsenden Pflanzen.

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen zeigen, daß die Auffassung von P. Jaccard über die Konstanz der Leitungskapazität der Zuwachsschichten bei den Bäumen auch für Hochstauden wie *Helianthus* gültig ist.

Es gelangt dabei namentlich das wichtige Moment zum Ausdruck, daß bei einem bestimmten Internodium, gemäß dem Gesetz der Wasserzirkulation, nach welchem das Wasser den kürzesten Weg bezw. den Weg des geringsten Widerstandes einschlägt, die letztgebildeten Gefäße der Verdunstungsstärke der Blätter zur Zeit ihrer Bildung entsprechen.

Der aufeinanderfolgenden Entwickelung der Blätter von unten nach oben entsprechen in der Tat fortwährend neue Zuwachsschichten, deren Leitungsfähigkeit mit den Anforderungen der gleichzeitig tätigen Blätter parallel geht.

Was die Verhältnisse $\frac{L}{T}$, $\frac{L}{S}$ usw. bei den verschiedenen Kategorien von Versuchspflanzen anbelangt, sei folgendes hervorgehoben:

1. Auf einen Quadratdezimeter Transpirationsfläche steigt die zugehörige Leitungsfläche des Stengelquerschnittes in der Reihenfolge: Schattenpflanzen 0,10 mm² bei J_3, Sommerpflanzen 0,12 mm², zeitweise in der Sonne kultivierte Dunkelpflanzen 0,17 mm², normale Pflanzen 0,21 mm², gesalzene Pflanzen 0,33 mm².
2. Im untersten Schnitt besitzen die Pflanzen $^1/_3$—$^1/_4$ mm² Leitfläche auf ein Gramm Blatt-Trockensubstanz. Bei jungen, in starkem Wachstum begriffenen Pflanzen steigt die Zahl auf $^1/_2$ mm².
3. Der Anteil der Leitelemente am Stengelquerschnitt nimmt in der Regel von unten nach oben ab. Er ist bei normalen Pflanzen größer als bei den anderen Kategorien.
4. Der Stengel hat seine größte Dicke nicht unten, sondern durchschnittlich in $^1/_4$—$^1/_8$ der Stengelhöhe.
5. Auf einen Quadratdezimeter Blattoberfläche steigt das Trockengewicht der Blätter in der Reihenfolge: Dunkelpflanzen 0,3—0,4 g, Schattenpflanzen 0,4 g, Sommerpflanzen 0,4 g, normale im Frühjahr gesteckte Pflanzen 0,6 g, entblätterte Pflanzen 0,7 g, geköpfte Pflanzen 0,9 g und gesalzene Pflanzen 1,2 g.
6. Der Gefäßdurchmesser nimmt von unten nach oben ab. Die größten Gefäße befinden sich jedoch nicht ganz unten, sondern meist in der Höhe des größten Stengelquerschnittes.
7. Im unteren Stengelteil finden sich die größten Gefäße gegen die Innenseite des Bündels, die kleinsten an der Peripherie; im oberen Stengelteil ist es umgekehrt.
8. Die Holzentwickelung nimmt im Gegensatz zum Bast von unten nach oben absolut ab und auch im Verhältnis zum Stengelquerschnitt, bei normalen Pflanzen durchschnittlich von 24 % auf 7 %. Bei J_3 nimmt der Holzanteil am Stengelquerschnitt ab in der Reihenfolge: Normale Pflanzen 24 %, Sommer- und Topfpflanzen 20 %, Schattenpflanzen 11 %, gesalzene Pflanzen 9 %.
9. Die Leitelemente nehmen von unten nach oben in der Regel weniger rasch ab als die Holzelemente.
10. Der Bast nimmt von unten nach oben im Verhältnis zum Stengelquerschnitt stets, im Verhältnis zum Holz sehr stark bis auf 72 % und anfangs sogar absolut zu.

11. Die Transpirationskraft zeigt bei normalen Pflanzen auf der Oberseite den Index 68, auf der Unterseite 87; ein ähnliches Verhältnis weist die Anzahl der Spaltöffnungen auf. Bei gleicher Temperatur und Belichtung ist die Verdunstungsgröße der frischen gesunden Blätter in den verschiedenen Höhen des Stengels beinahe gleich.

Bei ausgewachsenen Pflanzen verminderte sich der Transpirationskraftindex etwa auf die Hälfte.

Bei Schattenpflanzen ist die Zahl der Spaltöffnungen geringer, immerhin nicht in dem Maße der Abnahme der Transpirationskraft.

Zürich, im Oktober 1916.

Literaturauswahl.

Bakke, A. L., Studies on the transpiring power of plants as indicated by the method of standardized hygrometric paper. (Journ. Ecol. 2. 1914.)

Balls, W. L., The stomatograph. (Proc. Roy. Soc. London. 85. 1911.)

Berthold, G., Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation. II. Teil. 1. Hälfte. Leipzig 1904.

Caldwell, J. S., The relations of environmental conditions to the phenomenon of permanent wilting in plants. (Physiol. researches. I. Baltimore 1913.)

Choux, P., De l'influence de l'humidité et de la sécheresse sur la structure anatomique de deux plantes tropicales. (Rev. gén. Bot. 55. 1913.)

Combes, R., Détermination des intensités lumineuses optima pour les végétaux aux divers stades du développement. (Annales Sc. nat. Série 9. Bot. 11.)

Daniel, J., Les couches concentriques ligneuses secondaires chez les Dicotylédones. (Rev. gén. Bot. 58. 1916.)

Darwin, F. und Pertz, D. F. M., On a method of measuring the aperture of stomata. (Proc. Roy. Soc. London. 84. 1911.)

Freeman, G. F., A method for the quantitative determination of transpiration in plants. (Bot. Gazette. 46. 1908.)

Gain, E., Contribution à l'étude de l'influence du milieu sur les végétaux. (Bull. Soc. Bot. France. 1893.)

Gerresheim, E., Über den anatomischen Bau und die damit zusammenhängende Wirkungsweise der Wasserbahnen in Fiederblättern der Dicotyledonen. (Bibl. Bot. 81. 1913.)

Gleason, H. A. and Gates, F. C., A comparison of the rates of evaporation in certain associations in Central Illinois. (Bot. Gazette. 53. 1912.)

Groom, Percy, A preliminary inquiry into the significance of tracheid-caliber in Coniferae. (Bot. Gazette. 57. 1914.)

Hämmerle, J., Zur physiologischen Anatomie von Polygonum cuspidatum Sieb. et Zuccar. [Diss.] Göttingen 1898.

Jaccard, P., Eine neue Auffassung über die Ursachen des Dickenwachstums. (Naturwiss. Zeitschr. f. Forst- und Landwirtschaft. 11. 1913.)

— Neue Untersuchungen über die Ursachen des Dickenwachstums der Bäume. (Naturwiss. Zeitschr. f. Forst- und Landwirtschaft. 13. 1915.)

Jones, W. Neilson, A self-recording porometer and potometer. (The New Phytol. 13. 1914.)

Küster, E., Pathologische Pflanzenanatomie. Jena 1916.

Leclerc du Sablon, M., Sur le mécanisme de la circulation de l'eau dans les plantes. (Rev. gén. de Bot. 22. 1910.)

— Sur l'ascension de la sève. (C. R. Acad. Sc. Paris. 151. 1910.)

Livingston, B. E., The resistance offered by leaves to transpirational water loss. (Plant World. 16. 1913.)

— The relation of desert plants to soil moisture and to evaporation. (Carnegie Inst. Wash. Publ. 50. 1906.)

Livingston, B. E. and Brown, W. H., Relation of the daily march of transpiration to variations in the water content of foliage leaves. (Bot. Gazette. 53. 1912.)

Reinders, E., Sap-raising forces in living wood. (Proc. k. Akad. Wetens. Amsterdam. 1910.)

Renner, O., Beiträge zur Physik der Transpiration. (Flora. 100. 1910.)

— Versuche zur Mechanik der Wasserversorgung I. Der Druck in den Leitungsbahnen von Freilandpflanzen (vorl. Mitt.). (Ber. deutsch. Bot. Ges. 30. 1912.)

— Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Wasserbewegung. (Flora. 103. 1911.)

Roshardt, P. Aur., Über die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen bei Pflanzen von niedrigem Wuchs. [Diss.] Freiburg [Schweiz] 1909.

Salisbury, E. J., The determining factors in petiolar structure. (The New Phyt. 12. 1913.)

Schröder, W., Zur experimentellen Anatomie von Helianthus annuus L. [Diss.] Göttingen 1912.

Sherff, E. E., Evaporation conditions at Skokie marsh, Illinois. (Plant World. 16. 1913.)

Stahl, E., Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. (Bot. Zeitg. 52. 1894.)

Trelease, S. F. and Livingston, B. E., The daily march of transpiring power as indicated by the porometer and by standardized hygrometric paper. (Journ. Ecol. 4. 1916.)

Ursprung, A., Über die Ursache des Welkens. Sep.

— Zur Frage nach der Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen. (Beih. Bot. Centralbl. 28. 1912.)

Vöchting, H., Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers. Tübingen 1908.

Wollny, E, Untersuchungen über die künstliche Beeinflussung der inneren Wachstumsursachen V. (Forschungen auf dem Gebiete der Agrikulturphysik. Herausg. v. Wollny. Bd. 8. Heft 2.)

Wieler, A., Beiträge zur Kenntnis der Jahresringbildung und des Dickenwachstums. (Pringsheims Jahrb. 18. 1887 [über Helianthus annuus S. 95, 103—122].)

Zijlstra, K., Contributions to the knowledge of the movement of water in plants. (Proc. k. Akad. Wet. Amsterdam 1910.)

— Bijdragen tot der kennis der waterbeweging in de planten. (Versl. k. Akad. Wet. Amsterdam. 18, 2. 1910.)

Über die Abhängigkeit des osmotischen Wertes von einigen Außenfaktoren.

Von

Johann Bächer.

Mit 10 Abbildungen im Text.

Schon lange ist bekannt, daß der osmotische Wert der Pflanzen von verschiedenen Außenfaktoren beeinflußt wird, doch finden sich in der Literatur meistens nur beiläufige Angaben. Von Autoren, die sich eingehender mit diesem Thema beschäftigen, erwähne ich Copeland[1]) 1896, E. Pringsheim[2]) 1906, Buchheim[3]) 1915. In neuester Zeit setzten auch diesbezügliche Untersuchungen ein von Ursprung und Blum[4]).

Während die bisherigen Resultate zum Teil durch Beobachtungen in der freien Natur gewonnen wurden, beschränkte ich mich ausschließlich auf Laboratoriumsversuche, unter steter Benützung von Kontrollpflanzen, bei denen alle Verhältnisse möglichst dieselben waren, mit Ausnahme des zu studierenden Faktors.

Folgende Faktoren gelangten zur Untersuchung:

1. Die Temperatur.
2. Die Intensität des Lichtes.
3. Die Wellenlänge des Lichtes.
4. Die Boden- und Luftfeuchtigkeit.
5. Die Konzentration des Substrates.
6. Der Wind.

Die vorliegende Arbeit wurde im botanischen Institute der Universität Freiburg (Schweiz) ausgeführt. Ich fühle mich dem Vorsteher des Institutes, Herrn Professor Ursprung, für seine freundliche Unterstützung und wertvollen Ratschläge zu großem Danke verpflichtet.

[1]) Copeland, Über den Einfluß von Licht und Temperatur auf den Turgor. [Inaug. Diss.] Halle 1896.

[2]) Pringsheim, E., Wasserbewegung und Turgorregulation in welkenden Pflanzen. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1906.)

[3]) Buchheim, Der Einfluß des Außenmediums auf den Turgordruck einiger Algen. [Inaug. Diss.] Bern 1915.

[4]) Ursprung und Blum, Über den Einfluß der Außenbedingungen auf den osmotischen Wert. (Ber. der deutsch. bot. Ges. 1916.)

Arbeitsmethode.

Aus verschiedenen Gründen, wie sie Ursprung und Blum[1]) auseinandersetzen, konnte für meine Untersuchungen nur die plasmolytische Methode in Betracht kommen. Die Größe, die als „osmotischer Wert" oder „Rohrzuckerwert" bezeichnet wird, bedeutet jene Konzentration der Rohrzuckerlösung, die in ca. 50 % der Zellen schwache, aber deutliche Plasmolyse hervorruft. In allen Fällen diente Rohrzucker als Plasmolytikum in Abstufungen von 0,01—0,02 Mol

Die Lösungen waren volumnormal (342 g kristallisierter Rohrzucker in 1000 cm³ Lösung). Zum Gebrauche wurden sie (mittels Büretten, 1 cm³ in 10 Teile geteilt) entsprechend verdünnt in Gläschen abgefüllt. In diese etwa 20 cm³ fassenden, mit eingeschliffenem Glasstöpsel verschließbaren Gläschen, kamen die zu untersuchenden Präparate, wo sie mindestens 20—25 Minuten verweilten. Die Lösungen wurden nach zwei- bis dreimaligem Gebrauche gewechselt. Im übrigen hielt ich mich an die Regeln, die de Vries[2]) für plasmolytische Versuche angibt.

I. Der Einfluß der Temperatur.

Der Einfluß der Temperatur auf den osmotischen Wert wurde geprüft bei:

Wasserpflanzen: 1. *Cladophora insignis.*
2. *Elodea canadensis.*
Landpflanzen: 3. *Plagiochila asplenioides.*
4. *Asplenium Trichomanes.*
5. *Cytisus sagittalis.*

Cladophora und *Elodea* kamen in kleineren oder größeren Zylindergläsern zur Untersuchung, die Landpflanzen als Topfkulturen.

Der osmotische Wert wurde bei Temperaturdifferenzen von 5 zu 5° (durchschnittlich) bestimmt, im Gegensatz zu Copeland, der seine Objekte nur bei extrem tiefer, bei sehr hoher und bei Zimmertemperatur prüfte.

Temperaturen über 20° waren mittels eines regulierbaren Thermostaten leicht zu erhalten. Einige Schwierigkeiten machte die Herstellung von tieferen Wärmegraden, zumal es nötig war, die jeweilige Temperatur längere Zeit konstant zu halten. Ich mußte mich, durch die Verhältnisse der Lokalitäten des Institutes gezwungen, folgender Einrichtung bedienen: Die zu untersuchende Pflanze kam samt Topf in ein Zylinderglas. Zum Zwecke der Abkühlung wurde dieses in eine große Glaswanne gestellt

[1]) Ursprung und Blum, Über die Verteilung des osmotischen Wertes in der Pflanze. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1916. S. 90.)
[2]) Vries, H. de., Zur plasmolytischen Methodik. (Botan. Zeitung. 1884. Nr. 19.)

und in Schnee oder Eis (oder Eis-Salzmischung) eingepackt. Durch beständige Überwachung war es leicht möglich, die Temperatur auf 1—2° konstant zu halten. Sie wurde durch Thermometer gemessen, die im innern Gefäß unmittelbar neben der Pflanze frei aufgehängt waren. Nach jeder Untersuchung wurde die Temperatur sofort auf den gewünschten nächst höheren oder tieferen Wert gebracht. Mit Ausnahme von *Asplenium Trichomanes* habe ich die Zeit nicht bestimmt, die zur Erreichung der Konstanz des osmotischen Wertes bei den betreffenden Temperaturen nötig war.

Zum Vergleiche dienten stets Kontrollkulturen, die unter sonst gleichen Bedingungen gehalten wurden.

1. **Cladophora insignis.**

Buchheim[1]) gibt für *Cylindrocystis* folgende „Turgordrucke" an: 7,75 % Zucker bei 15—20°, 8,75 % bei 8—10°, 10 % bei 0° und folgert: „daß im Kreise der äußeren Bedingungen die Temperatur wohl den wichtigsten Einfluß hat."

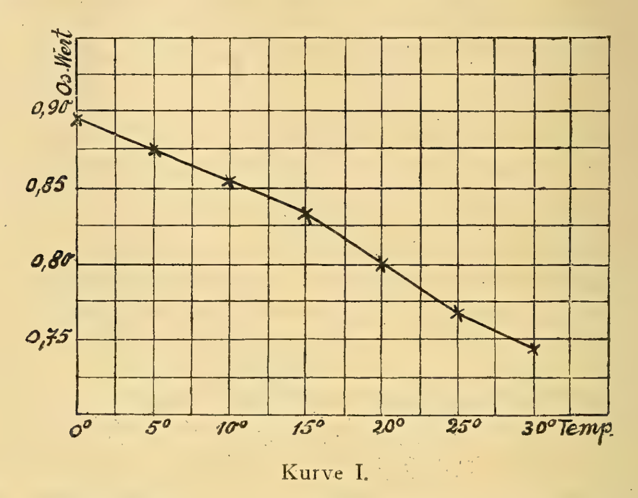
Die zu meinen Versuchen benutzte *Cladophora* stammt aus einem Bassin, in dem eine Temperatur von 15° C herrschte. Flocken der Alge wurden in Glaszylindern in Leitungswasser von gleicher Temperatur weiterkultiviert und nur ganz gesundes Material zu den Experimenten verwendet.

Tabelle I. **Cladophora insignis.**
Aus Bassin von 15°.

Datum	Temp. in C°	Kultur I Osmot. Wert	Kultur II Osmot. Wert	Mittelwert aus beiden Kulturen
12. III. 17 11 h a	15°	0,85	0,84	0,845
Vom 12. III. 11 h a — 14. III. 11 h a	0°	0,90	0,89	0,895
Vom 14. III. 11 h a — 15. III. 6 h a	5°	0,88	0,87	0,875
Vom 15. III. 6 h a — 16. III. 8 h p	10°	0,86	0,85	0,855
Vom 16. III. 8 h p — 17. III. 3 h p	15°	0,83	0,83	0,83
Vom 17. III. 3 h p — 18. III. 8 h a	20°	0,79	0,81	0,80
Vom 18. III. 8 h a — 19. III. 11 h a	25°	0,76	0,78	0,77
Vom 19. III. 11 h a — 20. III. 2 h p	30°	0,73	0,76	0,745
Größter Unterschied in Mol.		0,17	0,13	0,15

[1]) Buchheim, Der Einfluß des Außenmediums auf den Turgordruck einiger Algen. [Inaug. Diss.] Bern 1915.

Wie wir aus Tabelle I und Kurve I ersehen, steigt der osmotische Wert mit sinkender Temperatur; er sinkt bis zum Tode mit steigender Temperatur. Der Tod tritt zwischen 30 und 34° ein. Die Abnahme beträgt in 6 Tagen bei einer Temperaturerhöhung von 0° auf 30° durchschnittlich 0,15 Mol. Rohrzucker. Die größte Abnahme findet zwischen 15 und 25° statt.



Kurve I.

Die mit Ausnahme der Temperaturschwankung gleich behandelten Kontrollkulturen ließen während der Versuchsdauer keine Änderung des osmotischen Wertes erkennen.

2. Elodea canadensis.

Elodea eignet sich gut zum Studium der Temperatur, da auch bei ihr als submerser Wasserpflanze Luft- und Bodenfeuchtigkeit ausscheiden und die zu berücksichtigenden Außenfaktoren auf ein Minimum beschränkt sind. Zur Untersuchung kamen mit dem Rasiermesser abgeschnittene Gipfelsprosse von 4 cm Länge in Zylindergläsern, die Leitungswasser als Kulturflüssigkeit enthielten. Geprüft wurden Blättchen von Quirlen, die 1—2 cm hinter der Sproßspitze inseriert waren. Ein einzelnes Blättchen zeigte an der Spitze höheren osmotischen Wert, als an der Basis; ich konnte in den meisten Fällen zwischen Basis und Spitze des Blättchens eine Differenz von 0,04 Mol. Rohrzucker in 3 Zonen — je 0,02 Mol. Unterschied — konstatieren. Gleichgroße Blättchen der verwendeten Quirle wiesen bei der benützten Abstufung der Lösungen bei demselben Sproß keinen nachweisbaren Unterschied im osmotischen Werte auf. Wohl aber fand ich bei verschiedenen benachbarten Pflänzchen desselben Bassins Differenzen; ich wählte daher für meine Untersuchungen Sprosse von gleichem osmotischen Werte aus.

Zu Beginn eines jeden Versuches wurde der osmotische Wert eines Blättchens gemessen. Hatte die veränderte Temperatur eine gewisse Zeit eingewirkt, so kam ein weiteres Blättchen desselben

Quirls an die Reihe und nach genügender Einwirkung der abermals veränderten Temperatur das dritte Blättchen des Quirls. Dann wurde der nächst obere oder untere Blattquirl zur Untersuchung herbeigezogen und ebenso verfahren. Die zweischichtigen Blättchen gestatteten die Untersuchung im intakten Zustande; es wurde nur die großzellige Schicht der Oberseite geprüft.

Durch einen Vorversuch orientierte ich mich über den Sinn und die Größe der Reaktion.

Tabelle II. **Elodea canadensis.**

Aus Bassin von 18°.

Datum	Temperatur	Sproß I: Osmot. Wert				Sproß II: Osmot. Wert				Gesamtmittel aus beiden Kulturen
		B. basis	B. mitte	B. spitze	Mittel	B. basis	B. mitte	B. spitze	Mittel	
17. I. 10 h a	18°	0,36	0,38	0,40	0,38	0,36	0,38	0,40	0,38	0,38
Vom 17. I. 10 h a — 18. I. 10 h a	2°	0,39	0,41	0,44	0,413	0,38	0,40	0,43	0,403	0,408
Vom 18. I. 10 h a — 19. I. 10 h a	0°	0,40	0,43	0,45	0,427	0,40	0,42	0,44	0,42	0,423
Vom 19. I. 10 h a — 23. I. 10 h a	10°	0,37	0,40	0,42	0,397	0,37	0,39	0,41	0,39	0,393
Vom 23. I. 10 h a — 25. I. 10 h a	18°	0,36	0,38	0,41	0,383	0,36	0,38	0,41	0,383	0,383

Der osmotische Wert nimmt zu, wenn die Temperatur von 18° bis 0° sinkt und erreicht mit steigender Temperatur bei 18° wieder die ursprüngliche Höhe. Dabei wurde dasselbe Temperaturintervall von 18° allerdings in verschiedener Zeit (2 Tage bzw. 6 Tage) durchlaufen.

Über den Einfluß von tieferen Temperaturen orientiert der folgende Versuch:

Tabelle III. **Elodea canadensis.**

Aus Bassin von 16°.

Datum	Temperatur	Sproß I: Osmot. Wert				Sproß II: Osmot. Wert				Bemerkungen
		B. basis	B. mitte	B. spitze	Mittel	B. Basis	B. mitte	B. spitze	Mittel	
5. II. 17 10 h a	16°	0,36	0,38	0,40	0,38	0,36	0,38	0,40	0,38	
Vom 5. II. 10 h a — 6. II. 10 h a	9°	0,38	0,40	0,42	0,40	0,38	0,40	0,42	0,40	
Vom 6. II. 10 h a — 7. II. 10 h a	0°	0,40	0,42	0,45	0,423	0,40	0,42	0,44	0,42	
Vom 7. II. 10 h a — 8. II. 9 h a	−1°	0,42	0,44	0,46	0,44	0,41	0,43	0,45	0,43	Unten schwach eingefroren.
Vom 8. II. 9 h a — 8. II. 10 h a	−4°	0,42	0,44	0,46	0,44	0,41	0,43	0,45	0,43	Vollständig eingefroren.
Vom 8. II. 10 h a — 8. II. 2 h p	−4°	0,42	0,44	0,46	0,44	0,41	0,43	0,45	0,43	Lebend, Deplasmolyse.
Vom 8. II. 2 h p — 8. II. 5 h p	−4°	Plasma geschrumpft; beide Sprosse tot.								

Wir finden ein weiteres Steigen des osmotischen Wertes bei sinkender Temperatur, und zwar bis — 1°. Die Blättchen waren nach einem 5 stündigen Aufenthalt bei — 4° noch lebend, nach 8 Stunden aber tot. Der Plasmaschlauch der Blattzellen ist dann zusammengeschrumpft; das mikroskopische Bild ist ähnlich demjenigen von Blättchen, die durch Liegenlassen in Zimmerluft nach einigen Minuten abgestorben sind.

Nach Lidforss[1]) „besitzt *Elodea* eine sehr geringe Widerstandsfähigkeit gegen Kälte. Der Unterkühlungspunkt liegt sehr niedrig, so daß ein kurzer Aufenthalt bei — 2° genügt, um die Sprosse und Blättchen gefrieren zu lassen. Gefrorene *Elodea*-Sprosse erwiesen sich nach dem Auftauen immer tot, auch wenn das Gefrieren nicht in feuchter Luft, sondern im Wasser stattfand." Meine Exemplare waren zweifellos widerstandsfähiger. Als Zeichen der Gesundheit der Sprosse galt mir, eine normale Deplasmolyse; da ich das Experiment bis zum Tode der Sprosse ausdehnte, konnte nicht festgestellt werden, ob sie nach einem 5 stündigen Aufenthalte bei — 4° bei Zimmertemperatur weitergewachsen wären oder nicht.

Das Verhalten von *Elodea* bei Temperaturen von 8° aufwärts bis 37° können wir aus dem folgenden Versuch ersehen. Mit der Feststellung des osmotischen Wertes ging jeweils eine Längsmessung der Sprosse Hand in Hand.

Tabelle IV. **Elodea canadensis.**

Aus Bassin von 8°.

Datum	Temperatur	Sproß I: Osmot. Wert				Sproß II: Osmot. Wert			
		B. basis	B. mitte	B. spitze	Mittel	B. basis	B. mitte	B. spitze	Mittel
18. X. 17	8°	0,38	0,40	0,42	0,40	0.38	0,40	0,42	0,40
Vom 18. X. — 20. X.	15°	0,36	0.38	0,40	0,38	0,36	0,38	0,40	0,38
Vom 20 X. — 22. X.	20°	0,34	0,35	0,38	0,357	0,34	0,36	0,38	0,36
Vom 22. X. — 24. X.	25°	0,31	0.33	0,35	0,33	0,32	0.34	0,36	0,34
Vom 24. X. — 26. X.	30°	0,31	0,32	0,33	0,32	0,29	0,31	0,33	0,31
Vom 26. X. — 28. X.	34°	0,29	0.29	0 30	0,293	0.28	0,28	0,28	0,28
Vom 28. X. — 30. X.	37°	0.30	0.31	0,33	0,313	0,30	0,31	0.32	0,31
Vom 30. X. — 31. X.	39°	0.31	0.32	0,36	0,33	0,31	0 32	0,33	0,32

Zusammenstellung der Mittelwerte aus voriger Tabelle mit Berücksichtigung der Längenzunahme der Sprosse:

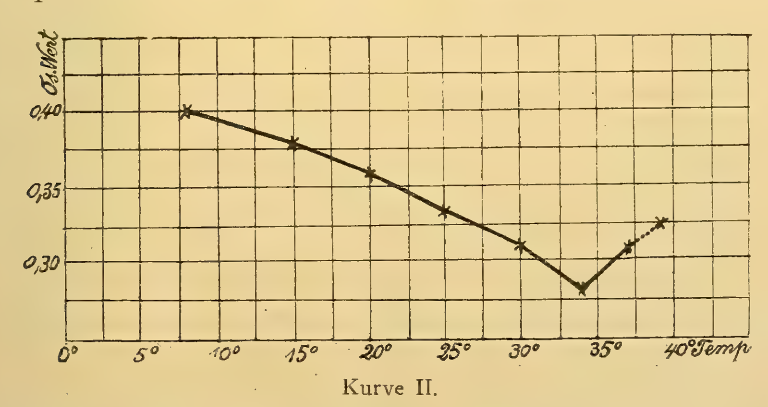
[1]) Lidforss, Die wintergrüne Flora. Lund 1917. S. 47.

Tabelle V. **Elodea canadensis.**

Datum	Temperatur	Sproß I		Sproß II		Mittel aus I u. II	
		Osmot. Wert Mittel	Länge in cm	Osmot. Wert Mittel	Länge in cm	Osmot. Wert	Länge in cm
18. X. 17	8°	0,40	5	0,40	5	0,40	5
Vom 18. X. — 20. X.	15°	0,38	5,3	0,38	5,3	0,38	5 3
Vom 20. X — 22. X.	20°	0,357	5,6	0,36	6,1	0,358	5,85
Vom 22 X. — 24. X	25°	0,33	6,2	0,34	6,9	0,335	6,55
Vom 24. X. — 26. X.	30°	0,32	7	0,31	8	0,315	7,5
Vom 26. X. — 28. X.	34°	0,293	8,2	0,28	9,4	0,286	8,8
Vom 28. X. — 30. X.	37°	0,313	8,2	0,31	9,4	0,31	8,8
Vom 30 X. — 31. X.	39°	0,33	8,2	0,32	9,4	0,325	8.8

Der osmotische Wert sinkt bei steigender Temperatur fortwährend von 8° an bis zu 34°, wo er ein Minimum erreicht. Die Abnahme beträgt in 10 Tagen ca. 0,12 Mol. Von 34° steigt er schwach mit der Temperatur bis zum Tode bei etwas über 39°; wegen beginnenden Krankwerdens der Blättchen sind die Werte über 37° zweifelhaft. Vgl. Kurve II. Bemerkenswerterweise besitzt derjenige der beiden Sprosse, welcher stärkeres Wachstum zeigt, ein tieferes (Blatt)Minimum; ferner sinkt der osmotische (Blatt)Wert nur so lange, als die Sprosse wachsen. Eine Wachstumshemmung durch höhere Temperaturen ist mit einem Ansteigen des osmotischen Wertes verbunden.

Auffallend ist, daß vielfach, aber nicht immer bei höheren Temperaturen der Unterschied im osmotischen Wert zwischen



Kurve II.

Blattbasis und Blattspitze kleiner wird; er sinkt von 0,04—0,05 Mol. Rohrzucker auf 0,01—0,02 Mol.

Einen ähnlichen Verlauf nimmt der folgende Versuch mit *Elodea*, der sich von 0° aufwärts bis zum Tode erstreckt.

Ich brachte zu diesem Zwecke die Pflänzchen zuerst von 15° auf 0°. Von 2 unter gleichen Bedingungen gehaltenen Sprossen blieb der eine im Wachstum stark zurück und ging schon wenig über 30° zugrunde.

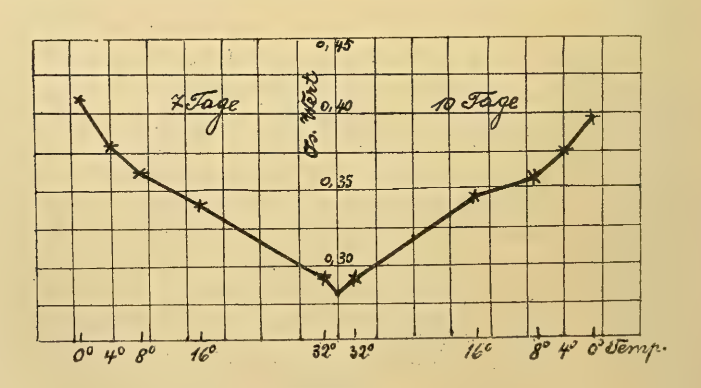
Man vergleiche Tabelle VI, die auch die Längenzunahmen enthält.

Tabelle VI. **Elodea canadensis.**

Aus Bassin von 15°.

Datum	Temperatur	Osmotischer Wert				Länge in cm
		B. basis	B. mitte	B. spitze	Mittel	
12. II. 17 11 ^h_a	15°	0,36	0,38	0,40	0,38	4
12. II. 11 ^h_a — 12. II. 6 ^h_p	5°	0,38	0,40	0,42	0,40	4
12. II. 6 ^h_p — 13. II. 9 ^h_a	0°	0,42	0,44	0,46	0,44	4
13. II. 9 ^h_a — 13. II. 6 ^h_p	7°	0,39	0,41	0,43	0,41	4
13. II. 6 ^h_p — 14. II. 11 ^h_a	15°	0,37	0,39	0,41	0,39	4,1
14. II. 11 ^h_a — 15. II. 11 ^h_a	19°	0,36	0,38	0,40	0,38	4,5
15. II. 11 ^h_a — 16. II. 11 ^h_a	23°	0,34	0,36	0,38	0,36	6
16. II. 11 ^h_a — 17. II. 10 ^h_a	27°	0,32	0,34	0,36	0,34	7,5
17. II. 10 ^h_a — 18. II. 10 ^h_a	30°	0,32	0,34	0,36	0,34	9
18. II. 10 ^h_a — 20. II. 10 ^h_a	34°	0,32	0,32	0,34	0,327	9,4
20. II. 10 ^h_a — 22. II. 9 ^h_a	36—37°	0,33	0,33	0,34	0,333	9,5
22. II. 9 ^h_a — 24. II. 9 ^h_a	39°	0,33	0,35	krank	—	9,5

Endlich ein Versuch, bei dem die Sprosse von 0°—34° erwärmt und anschließend wieder bis 0° abgekühlt wurden:



Kurve III.

Tabelle VII. **Elodea canadensis.**

Datum	Temperatur	Sproß I: Osmot. Wert				Länge in cm	Sproß II: Osmot. Wert				Länge in cm
		B. basis	B. mitte	B. spitze	Mittel		B. Basis	B. mitte	B. spitze	Mittel	
1. III. 17 8^{h}_{a}	0°	0,39	0,41	0,43	0,41	4	0,39	0,41	0,43	0,41	4
1. III. 8^{h}_{a} — 1. III. 6^{h}_{p}	4°	0,37	0,38	0,40	0,383	4	0,36	0,38	0,40	0,38	4
1 III. 6^{h}_{p} — 2. III. 12^{h}_{a}	8°	0,35	0,36	0,38	0,363	4	0,34	0,36	0,38	0,36	4
2. III. 12^{h}_{a} — 3 III. 12^{h}_{a}	16°	0 32	0,34	0,36	0,34	4,2	0,32	0,34	0,36	0,34	4,2
3. III. 12^{h}_{a} — 5. III. 11^{h}_{a}	32°	0,28	0,28	0,30	0.286	7,3	0,28	0,30	0,32	0,30	7
5. III. 11^{h}_{a} — 7. III. 10^{h}_{a}	34°	0,27	0,28	0,29	0,28	8	0,28	0,29	0,31	0,293	7,8
7. III. 10^{h}_{a} — 12. III.	16°	0,32	0,34	0,37	0,343	8,5	0,33	0,34	0,37	0,346	8,1
12. III. — 14. III.	8°	0,35	0,36	0,37	0 36	8,5	0,34	0,35	0,38	0,356	8,1
14. III. — 16. III.	4°	0,35	0,38	0,40	0,376	8,5	0,36	0,37	0.40	0,376	8,1
16. III. — 18. III.	0°	0,37	0,39	0,41	0.39	8,5	0,38	0,40	0,42	0,40	8,1

Kurve III gibt das Mittel aus beiden Sprossen.

Der entgegengesetzte Verlauf der osmotischen und der Temperaturkurve zeigt sich somit auch hier bestätigt. Die Erhöhung des osmotischen Wertes oberhalb 34° ist eine prämortale Steigerung, wie sie bei absterbenden Pflanzenteilen bereits bekannt ist.

Es ergibt sich ferner, daß bei steigender Temperatur schon in 6 Tagen ein Sinken von 0,41 auf 0,28 erfolgt ist, während derselbe Sproß bei Umkehr des Experimentes, d. h. bei fallender Temperatur den ursprünglichen Wert selbst nach 10 Tagen noch nicht erreicht hat. (Tabelle VII; Kurve III.)

Ob die Verlangsamung der Reaktion, die wir schon früher (Tabelle II) bei Umkehr des Experimentes konstatierten, auch bei Wiederholung im gleichen Sinne auftritt, wurde nicht untersucht. Ebenso ist das Verhalten bei Ausschluß extremer Temperaturen und bei mehrfacher Umkehr noch zu prüfen.

Kontrollkulturen, die mit Ausnahme der Temperatur unter genau denselben Bedingungen wie die Versuchspflanzen gehalten wurden, änderten ihren osmotischen Wert gar nicht oder höchstens um ± 0,02 Mol; auch die Entfernung der Blättchen war ohne Einfluß.

3. Plagiochila asplenioides.

Die Pflänzchen stammten von einem bewaldeten Abhange in der Nähe des Instituts. Ganze Rasen des Lebermooses wurden mit ihrer Erdunterlage ins Laboratorium gebracht und dort unter einer Glasglocke mit offenem Halse bei 100 % Luftfeuchtigkeit gehalten. Hielt ich sie nicht im feuchten Raume, so begannen sie schon in kurzer Zeit, besonders bei höherer Temperatur, zu kränkeln und waren unbrauchbar. Zum Versuche wurden einzelne Pflänzchen sorgfältig vom Rasenverbande losgelöst und zu 1—4 in Glasschalen mit überfallendem Deckel (10 cm Durchmesser, 5 cm Höhe) auf sorgfältig gesiebter Humuserde vom Standorte des Mooses weiterkultiviert. Seitenwand und Deckel der Schalen waren mit Fließpapierstreifen ausgekleidet, die in den stark feuchten Humus tauchten[1]). Auch ganze Rasen des Lebermooses kamen zur Untersuchung.

Die einzelnen Blättchen plasmolysierten, so lange sie gesund waren (nur solche kamen in Betracht), in ihrer ganzen Fläche gleichmäßig.[2])

Gruppen von 5—10 Blättchen in der Nähe der Stengelspitze zeigten den gleichen osmotischen Wert und kamen fast immer allein zur Verwendung. (Die basalen Blättchen haben meist etwas niedrigere Werte.) Auch hier hatte die Entfernung eines Blättchens keinen Einfluß auf den osmotischen Wert der übrigen. Im übrigen wurde ähnlich verfahren wie bei *Elodea*.

Tabelle VIII. **Plagiochila asplenioides.**

Jeweils 10^h_a untersucht.

Datum	Versuchspflanze		Kontrollpflanze	
	Temperatur	Os. Wert	Temperatur	Os. Wert
Vom 6.—9. IV. 16 bei	20°	0,90	20°	0,90
„ 9. IV.—10. IV. „	28°	0,83	19°	0,90
„ 10. IV.—12. IV. „	35°	0,80	20°	0,88
Abnahme in 3 Tagen	.	0,10	.	0,02

Abnahme durch Temperatureinfluß: 0,08 Mol.

Einen ähnlichen Verlauf nimmt folgender Versuch; Schale mit 4 Versuchspflänzchen:

---

[1]) Einer Verpilzung ist, wenn nötig, durch Sterilisation vorzubeugen.

[2]) Versuche mit Blättern, deren Randzellen sich abweichend verhielten, wurden als nicht zuverlässig verworfen, vgl. auch de Vries, Zur plasmolytischen Methodik. (Botan. Zeitung. 1884. Nr. 19.)

Tabelle IX. **Plagiochila asplenioides.**

Seit 3. VI. bei 19—20°.

Datum	Temperatur	Os. Wert: I.			Os. Wert: II.			Os. Wert: III.			Os. Wert: IV.			Mittel aus I, II, III.
		Ob. Blatt	U. Blatt	Mittel	Ob. Blatt	U. Blatt	Mittel	Ob. Blatt	U. Blatt	Mittel	Ob. Blatt	U. Blatt	Mittel	
7. VI. 16 8 $^{h}_{a}$	20°	0,93	0,88	0,905	0,95	0,90	0,925	0,95	0,90	0,925	0,95	0,92	0,935	0.92
7. 8 $^{h}_{a}$ — 8. VI. 8 $^{h}_{a}$	25°	0,85	0,80	0,825	0,88	0,84	0,86	0,90	0,85	0,875	0,90	0,87	0,885	0,85
8. 8 $^{h}_{a}$ — 9. VI. 9 $^{h}_{a}$	30°	0,81	0,76	0,785	0,84	0,80	0,82	0,86	0,80	0,83	0,85	0,83	0.84	0.81
9. 9 $^{h}_{a}$ — 10. VI. 10 $^{h}_{a}$	35°	0,77	0,75	0,76	0,80	0,81	0,805	0,82	0,78	0,80	tot	0,77	—	0,79
Abnahme	.	. .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	0,13

Abnahme bei den Kontrollpflanzen durchschnittl. 0,05 Mol.

Die beiden Versuche zeigen, daß der osmotische Wert von *Plagiochila* von 20° an bei steigender Temperatur abnimmt. Die in ihren Ursachen nicht ganz klare Erniedrigung des osmotischen Wertes bei den Kontrollpflanzen ist natürlich in Rechnung zu ziehen, so daß für den Temperatureinfluß im ersten Versuche 0,08 Mol., im zweiten ebenfalls 0,08 Mol. übrig bleiben.

Nicht immer sinkt der osmotische Wert bis zum Tode der Pflänzchen; es kann auch plötzlich zwischen 30 und 35° eine starke prämortale Steigerung eintreten, wie wir sie schon bei *Elodea* konstatierten. (Vgl. Tabellen X und XI.)

Tabelle X. **Plagiochila asplenioides.**

Datum	Versuchspflänzchen					Kontrollpflänzchen	
	Temp	Os. Wert: I.	Os. Wert: II.	Os. Wert: III.	Mittel aus I u. II	Temp.	Os. Wert
26. — 29. V. 16 10 $^{h}_{a}$	20°	0,90	0,88	0,90	0,89	20°	0,90
29. 10 $^{h}_{a}$ — 30. V. 9 $^{h}_{a}$	25°	0,87	0,85	0,86	0,86	19°	0,88
30. 9 $^{h}_{a}$ — 31. V. 8 $^{h}_{a}$	30°	0,82	0,78	0,81	0,80	19°	0,87
31. V. 8 $^{h}_{a}$ — 2. VI. 7 $^{h}_{a}$	35°	0,91	0,85	tot	0,88	21°	0,85

Tabelle XI. **Plagiochila asplenioides.**

Beide Schalen vorher 3 Tage bei 18°.

Datum	Versuchspflänzchen					Kontrollpflänzchen				
	Temp.	Os. Wert: I.	Os. Wert: II.	Os. Wert: III.	Mittel aus I, II, III	Temp.	Os. Wert: I.	Os. Wert: II.	Os. Wert: III.	Mittel aus I, II, III
14. IX. 17 5 ^h_p	18°	0,90	0,90	0,90	0,90	18°	0,90	0,90	0,90	0,90
14. 5 ^h_p — 17. IX. 5 ^h_p	22°	0,87	0,87	0,87	0,87	16°	0,89	0,90	0,89	0,893
17. 5 ^h_p — 20. IX. 10 ^h_p	26°	0,82	0,80	0,82	0,813	16°	0,87	0,88	0,87	0,873
20.10 ^h_a — 23. IX. 10 ^h_a	30°	0,78	0,76	0 77	0,77	16°	0,85	0,87	0,85	0.856
23.10 ^h_a — 25. IX. 8 ^h_a	35°	ca. 0,95	0,93	0,93	ca. 0,94	17°	0,84	0,86	0,84	0.846

Belassen wir die Pflanzen vor Versuchsbeginn nicht 3 Tage, sondern 14 Tage in Luft von 100 % Feuchtigkeit, so sind die Anfangswerte bedeutend niedriger (Tabelle XII). Bei Umkehr des Experimentes wurden hier, in allerdings längerem Zeitraum, die Ausgangswerte fast wieder erreicht. Die Kontrollpflanzen blieben konstant.

Tabelle XII. **Plagiochila asplenioides.**

Datum	Temperatur	Osmotischer Wert			Mittel aus I, II, III
		I	II	III	
15. VI. 16 10 ^h_a	20°	0,76	0,75	0,72	0,743
15. 10 ^h_a — 16. VI. 10 ^h_a	25°	0,73	0,73	0,68	0,713
16. 10 ^h_a — 17. VI. 10 ^h_a	30°	0,72	0,72	0,65	0.697
17.VI. 10 ^h_a — 21. VI. 11 ^h_a	20°	0,76	0,74	0,70	0,733

In der folgenden Versuchsreihe zeigten die Kontrollpflanzen wieder beträchtliches Sinken; hier tritt die langsame Reaktion bei Umkehr[1]) des Experimentes besonders deutlich hervor.

---

[1]) Zu berücksichtigen ist, daß die vorausgehende Erwärmung sehr hoch ging. Um eine genaue Umkehr handelt es sich natürlich nicht, da der Temperatursprung plötzlich, nicht in Absätzen erfolgte.

Tabelle XIII. **Plagiochila asplenioides.**

Datum	Versuchspflanzen						Kontrollpflanzen				
	Temp.	I	II	III	IV	Mittelwert aus I, II, III, IV	Temp.	I	II	III	Mittelwert aus I, II, III
25. — 28. VI. 16 8^h_a	20°	0,89	0 89	0,88	0,88	0,885	20°	0,89	0,87	0,88	0,88
28. 8^h_a — 29. VI. 8^h_a	25°	0,85	0,84	0,84	0,83	0,84	19°	0,87	0,86	0,88	0,87
29. 8^h_a — 30. VI. 10^h_a	30°	0,83	0,80	0,80	0,79	0,805	22°	0,86	0,84	0,86	0,853
30. 10^h_a — 1. VII. 10^h_a	33°	0,80	0,76	0,78	0,75	0.773	22°	0,85	0,83	0,84	0,84
1. 10^h_a — 10. VII 10^h_a	20°	0,82	0,80	0,78	0,78	0,795	21°	0,83	0,82	0,83	0,827

Tiefere Temperatur gelangte in Tabelle XIV zur Anwendung. Sie zeigt ein bedeutendes Ansteigen des osmotischen Wertes mit sinkender Temperatur und ein weit schwächeres Fallen bei darauffolgender steigender Temperatur. Die Kontrollpflanzen fielen während der ganzen Zeit um 0,03 Mol.

Tabelle XIV. **Plagiochila asplenioides.**

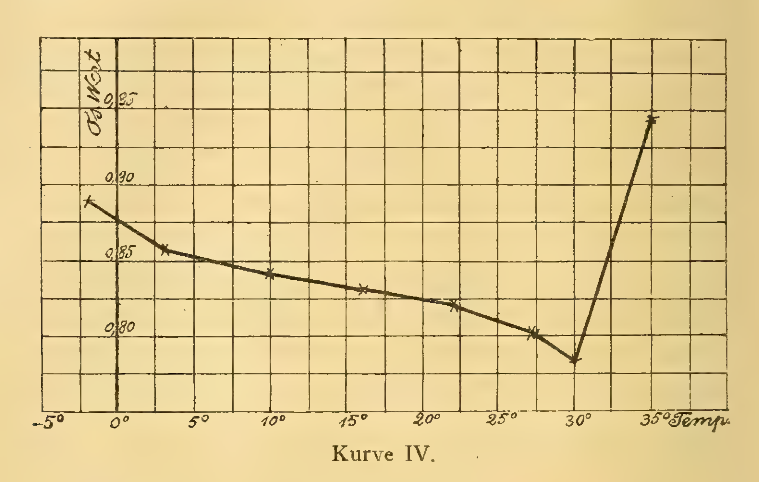
Datum	Temperatur	Osmotischer Wert			Mittel aus I, II, III
		I	II	III	
16. X. 17	6°	0,86	0,86	0,84	0,853
16. — 17. X.	0°	0,92	0,90	0,87	0,897
17. — 18 X.	— 4°	0,98	0,96	0,92	0,953
18. — 19. X.	10°	0,96	0,94	0,90	0,953
19. — 21. X.	15°	0,92	0,90	0,88	0,933
21. — 23. X.	20°	0,88	0,86	0,84	0,86

Wahrscheinlich wird unser Lebermoos auch noch tiefere Temperatur ertragen. Jedenfalls wurde von Irmscher[1]) für Laubmoose konstatiert, daß Temperaturen von — 10° keine wesentliche Schädigung nach sich ziehen. Derselbe Autor stellte auch bei den meisten Arten bei niedriger Temperatur einen höheren osmotischen Wert in den Blattzellen fest als bei höherer Temperatur. In 2 Fällen passierte mir, daß bei einer Abkühlung von 20° auf 10° resp. 2° der osmotische Wert gegen Erwarten sank. Die Ursache bestand, wie sich bald zeigte, in einer Kondensation von Wasserdampf.

Zum folgenden Versuch Tabelle XV dienten Pflanzen, die im Winter unter der Schneedecke hervorgeholt wurden. Die Lufttemperatur über der Schneedecke betrug — 3°. Die Pflanzen

[1]) Irmscher, Über die Resistenz der Laubmoose gegen Austrocknung und Kälte. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 50. 1912. S. 421.)

wurden dann im Laboratorium ohne Schnee zunächst bei — 2° und dann bei allmählich steigenden Temperaturen weiterkultiviert. Sehr deutlich ist die Wirkung der Schneedecke, wie sie schon J. Meier[1]) hervorgehoben hat, und das starke prämortale Ansteigen (vgl. auch Kurve IV).



Kurve IV.

Tabelle XV. **Plagiochila asplenioides.**

Datum	Temperatur	Osmotischer Wert I	II	III	Mittelwert aus I, II, III
6. XII. 17. 6 h p	Pflanzen unter Schneedecke (Luft — 3°)	0,88	0,86	0,87	0,87
6. 6 h p — 7. XII. 6 h p	Laboratorium ohne Schneed. — 2°	0,91	0,88	0,88	0,89
7. 6 h p — 9. XII. 4 h p	3°	0,86	0,85	0,85	0,853
9. 4 h p — 11. XII. 3 h p	10°	0,85	0,84	0,83	0,84
11. 3 h p — 13. XII. 3 h p	16°	0,84	0,83	0,82	0,83
13. 3 h p — 15. XII. 3 h p	22°	0,83	0,82	0,81	0,82
15. 3 h p — 17. XII. 3 h p	27°	0,82	0,80	0,79	0,803
17. 3 h p — 19. XII. 3 h p	30°	0,80	0,78	0,77	0,783
19. 3 h p — 21. XII. 6 h p	35°	ca. 0,93	ca. 0,95	ca. 0,95	ca. 0,943

[1]) Meier, J., Zur Kenntnis des osmotischen Wertes der Alpenpflanzen. [Inaug. Diss.] Freiburg (Schweiz) 1916.

4. **Asplenium Trichomanes.**

Die Pflanzen wurden mit möglichst unbeschädigtem Wurzelwerk in Töpfe verpflanzt und im Laboratorium weiterkultiviert. Das reichliche Begießen und die erhöhte Temperatur hatten ein bedeutendes Sinken des osmotischen Wertes zur Folge (vgl. Tabelle XVI).

Tabelle XVI. **Asplenium Trichomanes.**

Datum	Temp.	Osmotischer Wert			Bemerkungen
		Ob. Ep.	U. Ep.	Mittel	
22. III. 17 im Freien geholt	5°	0,84	0,82	0,83	Nordwind
22. III.—13. IV. 17 im Laboratorium	18°	0,70	0,68	0,69	Öfters begossen Luftfeuchtg. 70—80%

Geprüft wurde nur das Verhalten der beiden Blattepidermen; das verzweigte Mesophyll wird leicht angeschnitten und ist zu derartigen Untersuchungen nicht geeignet.

Ich suchte vorerst die Zeit zu bestimmen, welche die Pflanze benötigt, um ihren osmotischen Wert auf eine bestimmte Temperatur einzustellen.

Tabelle XVII. **Asplenium Trichomanes.**

Bis zum 13. III. 17 11^{h}_{a} bei 18—19°; von hier an bei 0°.

Datum	Anzahl Stunden	Ob. Ep.	U. Ep.	Mittelwert
13. III. 17. 11^{h}_{a}	—	0,70	0,68	0,69
13. III. 11^{h}_{a} — 13. III. 2^{h}_{p}	3	0,72	0,70	0,71
13. III. 2^{h}_{p} — 13. III. 9^{h}_{p}	10	0,73	0,71	0,72
13. III. 9^{h}_{p} — 14. III. 9^{h}_{a}	22	0,74	0,72	0,73

Nach 22 Stunden ist die Anpassung mit einer Zunahme von 0,04 Mol. vollendet; es findet kein weiteres Steigen mehr statt.

Tabelle XVIII. **Asplenium Trichomanes.**

Bis zum 18. IV. 9^{h30}_{a} bei 18°; von hier an bei 25°.

Zwei Blätter derselben Pflanze.

Datum	Anzahl Stunden	Osmot. Wert: I			Osmot. Wert: II			Mittel aus I u. II
		Ob.Ep.	U. Ep.	Mittel	Ob.Ep.	U. Ep.	Mittel	
18. IV. 17 9^{h30}_{a}	—	0,72	0,70	0,71	0,70	0,68	0,69	0,70
18. IV. 9^{h30}_{a} — 18. IV. 2^{h30}_{p}	5	0,70	0,68	0,69	0,68	0,66	0,67	0,68
18. IV. 2^{h30}_{p} — 19. IV. 9^{h30}_{a}	24	0,68	0,66	0,67	0,65	0,63	0,64	0,655
19. IV. 9^{h30}_{a} — 20. IV. 9^{h30}_{a}	48	0,65	0,63	0,64	0,64	0,62	0,63	0,635

Bei 25° ist (Tabelle XVIII) eine größere Zeitdauer notwendig, um den osmotischen Wert zur Konstanz zu bringen; dabei ist allerdings die Reaktion auch stärker (0,07 gegen 0,04 Mol.).

Die Änderung des osmotischen Wertes bei einer Temperaturerhöhung von 0° bis 35° ersehen wir aus Tabelle XIX.

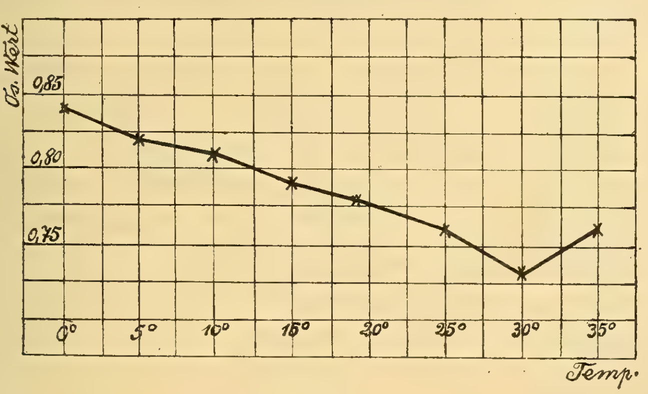
Tabelle XIX. **Asplenium Trichomanes.**

Die Versuchspflanze wurde bis zur Erreichung eines konstanten Wertes bei der jeweiligen Temperatur belassen.

Datum	Temperatur	Versuchspflanze			Kontrollpflanze bei 19° — 20°			Korrigierter Wert
		Ob. Ep.	U. Ep.	Mittelwert	Ob. Ep.	U. Ep.	Mittelwert	
24. III. 17 10^{h}_{a}	0°	0,85	0,83	0,84	0,84	0,82	0,83	0,84
24. III. 10^{h}_{a} — 25. III. 10^{h}_{a}	5°	0,83	0,81	0,82	0,84	0,82	0,83	0,82
25. III. 10^{h}_{a} — 26. III. 10^{h}_{a}	10°	0,82	0,80	0,81	0,83	0,81	0,82	0,81
26. III. 10^{h}_{a} — 28. III. 12^{h}_{a}	15°	0,79	0,76	0,775	0,82	0,80	0,81	0,79
28. III. 12^{h}_{a} — 9. IV. 6^{h}_{a}	19°	0,72	0,70	0,71	0,77	0,75	0,76	0,78
9. IV. 6^{h}_{a} — 12. IV. 10^{h}_{a}	25°	0,68	0,66	0,67	0,75	0,73	0,74	0,76
12. IV. 10^{h}_{a} — 16. IV. 10^{h}_{a}	30°	0,64	0,62	0,63	0,74	0,72	0,73	0,73
16. IV. 10^{h}_{a} — 17. IV. 11^{h}_{a}	35°	0,67	0,65	0,66	0,74	0,72	0,73	0,76

Die letzte Kolonne liefert die Werte zur graphischen Darstellung (vgl. Kurve V), welche auch hier das gewohnte Sinken mit steigender Temperatur und das prämortale Ansteigen erkennen läßt. Die stärkste Abnahme findet vor dem prämortalen Ansteigen statt, eine Erscheinung, die auch bei den früheren Versuchspflanzen mehrfach zu konstatieren ist.

Wohl infolge der notwendigen starken Begießung sank der osmotische Wert in der Kontrollpflanze stark.



Kurve V.

5. Cytisus sagittalis.

Als Vertreter der Phanerogamen wählte ich *Cytisus sagittalis* in Topfkulturen. Gemessen wurde der osmotische Wert bei Epidermis, Schwammparenchym und Palisaden der geflügelten, blattartigen Stengel. Bei den Palisaden konnte ich eine innere Reihe mit niedrigerem und eine äußere mit höherem osmotischen Werte unterscheiden. Um möglichst vergleichbare Werte zu erhalten, wurden nach der Blatthälftenmethode stets symmetrisch gelegene Partien eines Flügels bei verschiedenen Temperaturen verglichen.[1]) Zu einer Versuchsreihe dienten nur gleich alte und gleich stark entwickelte Stengel mit gleichem Anfangswert.

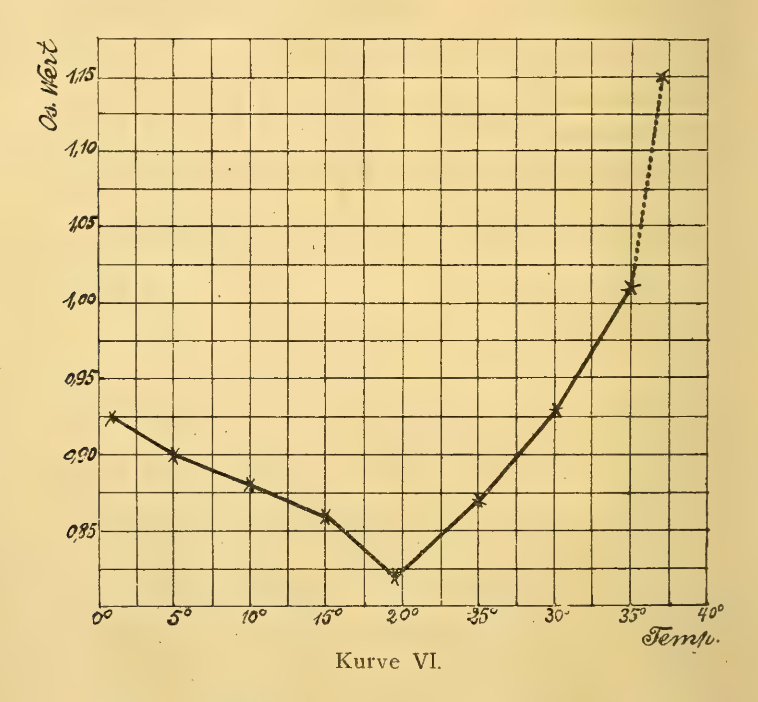
Tabelle XX. **Cytisus sagittalis.**
Luftfeuchtigkeit 80—90 %; Lichtintensität 0,0028.

Datum	Temp.	Osmotischer Wert				
		Epidermis	Schwamm-P.	Pal. innere Reihe	Pal. äußere Reihe	Mittel
26. XI. 17.	15°	0,86	0.82	0,88	0,90	0.865
26. XI. — 28. XI.	1°	0,92	0,88	0,94	0,96	0,925
28. XI. — 1. XII.	5°	0,90	0,86	0,92	0,93	0,90
1. XII. — 3. XII.	10°	0,87	0,83	0,90	0,92	0,88
3. XII. — 6 XII.	15°	0,85	0,82	0,88	0,90	0,86
6. XII. — 9. XII.	19° - 20°	0,82	0,78	0,83	0,85	0,82
9. XII. — 12. XII.	25°	0,85	0,82	0,89	0,92	0,87
12. XII. — 15. XII.	30°	0,92	0,88	0,94	0,98	0,93
15. XII. — 18. XII.	35°	0,98	0,96	1,00	1,10	1,01
18. XII. — 20. XII.	37°[2])	1,05	1,10	1,15	1,30	1,15

[1]) Die Schnittwunden wurden mit Vaseline bestrichen.
[2]) Kränkelnd; einige Zellen zeigen keine Deplasmolyse mehr.

In der Hauptsache schließt sich *Cytisus* (Tabelle XX; Kurve VI) an die früheren Pflanzen an. Auch hier findet sich die stärkste Abnahme kurz vor dem Ansteigen. Dagegen liegt bei *Cytisus* das Minimum des osmotischen Wertes auffallenderweise schon bei 19—20°, während es bei allen übrigen Versuchspflanzen (*Cladophora, Elodea, Plagiochila* und *Asplenium*) erst bei 30° oder noch höher gefunden wurde. Dementsprechend gelangt hier auch der aufsteigende Kurvenast zu besserer Entwicklung.

Die Kontrollpflanzen — bei gleichen Feuchtigkeits- und Beleuchtungsverhältnissen — zeigte keine nachweisbare Änderung.



Kurve VI.

Daß hinreichend hohe und niedrige Temperaturen eine Zunahme des osmotischen Wertes bedingen, ist genugsam bekannt. Ich erinnere an Copeland[1]) (Moose und Keimlinge von Phanerogamen) und Pantanelli[2]) (Schimmelpilze); für hohe Temperatur an Pfeffer[3]) (Wurzeln von Faba), für tiefe Temperaturen an Lidforss[4]), Lepeschkin[5]), Kny[6])

[1]) Copeland, l. c.

[2]) Pantanelli, Zur Kenntnis der Turgorregulation bei Schimmelpilzen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 40. 1904.)

[3]) Pfeffer, Druck und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. 1893. S. 304.

[4]) Lidforss, Die wintergrüne Flora. Lund 1907.

[5]) Lepeschkin, Zur Kenntnis des Mechanismus der Variationsbewegungen. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1908. S. 730.)

[6]) Kny, Der Turgor der Markstrahlzellen. (Landw. Jahrb. 38. 1909.)

(Markstrahlen von Salix), Winkler[1]) (Kambium und Mesophyll verschiedener Holzpflanzen), Gante[2]), Dixon und Atkins[3]) (kryoskopische Methode), Meier[4]), Ursprung und Blum[5]).

Anschließende Beobachtungen.

Im Anschlusse seien einige Beobachtungen über Krankheitserscheinungen infolge extremer Temperaturen erwähnt. Einmal beobachtete ich bei hoher Temperatur in den Randzellen oft niedrigere Werte, als im übrigen Teil des Präparates. Ferner kam es häufig vor, daß an krankem Material von *Plagiochila* bei einer Konzentration, die deutliche Plasmolyse erwarten ließ, nur äußerst wenige Zellen schwach plasmolysiert waren; bei Wasserzugabe wurde die Plasmolyse stärker und trat auch in Zellen auf, die vorher keine Spur davon erkennen ließen. Bei weiterer Wasserzugabe erfolgte Deplasmolyse, aber bedeutend langsamer, als in normalen Zellen. Überhaupt deutet langsamere Deplasmolyse darauf hin, daß die Zellen anfangen zu kränkeln. Wieder andere Zellen kranker Blättchen, die normale Plasmolyse zeigten, nahmen, in Wasser übertragen, dieses so begierig auf, daß der Plasmaschlauch riß.

Szücs[6]), der den Einfluß des Aluminiumions studierte, unterscheidet 3 Ursachen, die eine Unplasmolysierbarkeit der Zellen zur Folge haben können:

1. Die Plasmahaut wird undurchlässig für Wasser.
2. Das Plasma wird starr.
3. Der Plasmaleib wird an die angrenzende Zellhaut geklebt.

Längst bekannt ist ferner eine 4. Möglichkeit, die dann eintritt, wenn das Plasmolytikum nicht oder nur sehr schwer durch die Zellwand eindringt. Ein extremer Fall wäre z. B. bei hochkonzentrierten Rohrzuckerlösungen realisiert, wie sie Ursprung[7]) benutzte, um im Farnannulus Kohäsionsspannungen von 300 Atm. nachzuweisen. Unter ähnlichen Bedingungen schrumpften lebende Zellen infolge des Wasserverlustes ohne Plasmolyse; letztere tritt erst bei Wasserzusatz ein, wenn das

[1]) Winkler, Über den Einfluß der Außenbedingungen auf die Kälteresistenz ausdauernder Gewächse. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 52. 1913.)

[2]) Gante, Über den osmotischen Druck einiger einheimischer Xerophyten und Beobachtungen über das Verhalten ihrer Spaltöffnungen. [Diss.] Jena 1916.

[3]) Dixon and Atkins, Osmotic pressure in plants. V. Seasonal Variations in the concentration of the cell-sap of some deciduous and evergreen trees. (Notes from the Bot. School of Trin. Coll. Dublin. Vol. II. 1916. p. 309.)

[4]) Meier, Zur Kenntnis des osmotischen Wertes der Alpenpflanzen. [Inaug. Diss.] Freiburg 1916.

[5]) Ursprung und Blum, Über den Einfluß der Außenbedingungen auf den osmotischen Wert. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1916. S. 123.)

[6]) Szücs, Über einige charakteristische Wirkungen des Aluminiumions auf das Protoplasma. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 52. 1913. S. 272.)

[7]) Ursprung, Über die Kohäsion des Wassers im Farnannulus. (Ber. d. deutsch. botan. Ges. 1915. S. 153.)

Plasmolytikum anfängt, die Zellwand zu passieren. Endlich ist auch an die von Osterhout[1]) beschriebene „falsche Plasmolyse" zu erinnern, die auf den Austritt osmotisch wirksamer Substanzen bei Wasserzusatz zurückgeführt wird.[2]) Bei meinen Versuchspflanzen, deren Zellen durch hohe Temperatur unplasmolysierbar geworden waren (in 2 Mol. Rohrzucker oder stark konzentriertem KNO_3), konnte ich leicht mit Hilfe des Zentrifugalapparates eine Erstarrung des Plasmas nachweisen, und auch unter dem Mikroskop eine, offenbar durch Koagulierung hervorgerufene, körnige Struktur sehen.

Bei 1400 Umdrehungen pro Minute und einer Zentrifugalbeschleunigung von 2500 m/sec^2 zeigten gesunde Blättchen von *Elodea* und *Plagiochila* (zwischen Objektträger und Deckglas zentrifugiert) nach 1 Stunde schwache, nach 3 Stunden vollständige Umlagerung der Chlorophyllkörner. In Blättchen mit durch hohe Temperatur (*Elodea* über 39°, *Plagiochila* über 35°) erstarrten Protoplasten war dagegen auch nach 3 stündigem Zentrifugieren keine Verlagerung erkennbar.

Bei tiefen Temperaturen zeigen die Zellen ein anderes Verhalten. Das Plasma schrumpft zusammen und nimmt körnige Struktur an, wie es schon von Bartetzko[3]) für Schimmelpilze beschrieben worden ist.

Die Schädigungen durch extreme Temperaturen sind übrigens schon äußerlich leicht erkennbar. Einmal wird das Wachstum sistiert, ferner nehmen z. B. *Elodea* und *Plagiochila* gelbliche Färbung an, während die Fiederblättchen von *Asplenium Trichomanes* nach unten sich zusammenlegen. Bei *Elodea* diente mir die Plasmaströmung als weiteres Kriterium zur Beurteilung des Gesundheitszustandes. Mit steigender Temperatur fand ich eine Zunahme der Geschwindigkeit bis ca. 37°.

In Übereinstimmung mit Hofmeister[4]) und Küster[5]) stellte ich auch an plasmolysierten Zellen das Fortdauern der Rotation fest, deren Geschwindigkeit im allgemeinen sogar zuzunehmen schien; während der Deplasmolyse wurde die Bewegung schwächer oder hörte auch ganz auf, um nachher wieder aufzutreten.

---

[1]) Osterhout, Protoplasmic contractions resembling Plasmolysis which are caused by pure distilled water. (Bot. Gaz. Vol. 55. 1913.)

[2]) Man vergleiche ferner K. Höfler, Eine plasmolytisch-volumetrische Methode zur Bestimmung des osmotischen Wertes von Pflanzenzellen. (Denkschr. d. Wiener Akad. mathem.-naturw. Kl., Bd. 95. 1918.) Die Arbeit erschien erst nach Abschluß dieses Manuskriptes und konnte leider nicht mehr berücksichtigt werden.

[3]) Bartetzko, Untersuchungen über das Gefrieren von Schimmelpilzen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 47. 1910. S. 63.)

[4]) Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig 1867. S. 52.

[5]) Küster, Über Inhaltsverlagerungen in plasmolysierten Zellen. (Flora Bd. 100. 1910. S. 276.)

II. Der Einfluß der Lichtintensität.

Über den Einfluß des Lichtes auf den osmotischen Wert liegen verhältnismäßig wenig eingehende Untersuchungen vor, meistens finden sich nur beiläufige Beobachtungen. Daß etiolierte Stengel einen kleineren osmotischen Wert besitzen, als normale im Licht gewachsene, ist längst bekannt. Ich erinnere an die Untersuchungen von de Vries[1]), Stange[2]), Copeland[5]), Cavara[3]) (kryoskopische Methode) sowie an das Schlaffwerden des Hutes von *Coprinus* im Dunkeln und die Wiedergewinnung der Straffheit im Licht.[4]) Bei Copeland[5]) finden sich die Angaben, daß nur Organe, die im Etiolement stärker wachsen, den osmotischen Wert herabsetzen, während Organe, die im Etiolement schwächer wachsen, den osmotischen Wert nicht ändern oder sogar erhöhen. Er konstatiert ferner in Übereinstimmung mit Stange, daß der osmotische Wert auch in ganz ausgehungerten Exemplaren nicht unter eine gewisse Grenze sinkt.

Nun weist aber bereits E. Pringsheim[6]) darauf hin, daß nicht nur völlige Verdunkelung, sondern schon schwächere Beleuchtung den osmotischen Wert herabdrückt. „Im Winter, im geheizten Gewächshaus gezogene Pflanzen wiesen niedrigere Turgordrucke auf als gut beleuchtete, im Sommer gewachsene“ (l. c. p. 113). Allerdings dürften hier neben dem Licht auch andere Faktoren sich geändert haben, so daß der Lichteinfluß mehr vermutet als nachgewiesen ist. Ähnliches gilt auch für die meisten diesbezüglichen Angaben anderer Autoren. Erwähnt seien die Untersuchungen von Tröndle[7]) und Buchheim[8]) oder die Vergleichung derselben Pflanzen an sonnigem und schattigem Standort, wie sie Meier[9]), Dixon und Atkins[10])

---

[1]) Vries, de, Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft. (Pringsh. Jahrb. Bd. 14. 1884.)

[2]) Stange, Beziehungen zwischen Substratkonzentration, Turgor und Wachstum bei einigen phanerogamen Pflanzen. (Bot. Zeitung. 1892.)

[3]) Cavara, Risultati di una serie di ricerche crioscopiche sui vegetali. (Contrib. Biolog. veget. 1905. p. 68.)

[4]) Pfeffer, Pflanzenphysiologie. II. 1904. S. 116.

[5]) Copeland, Über den Einfluß von Licht und Temperatur auf den Turgor. [Inaug. Diss.] Halle a. S. 1896.

[6]) Pringsheim, Ernst, Wasserbewegung und Turgorregulation in welkenden Pflanzen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 43. 1906.)

[7]) Tröndle, Der Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 48. 1910.)

[8]) Buchheim, Der Einfluß des Außenmediums auf den Turgordruck einiger Algen. [Inaug. Diss.] Bern 1915.

[9]) Meier, Zur Kenntnis des osmotischen Wertes der Alpenpflanzen. [Inaug. Diss.] Freiburg, Schweiz, 1916.

[10]) Dixon and Atkins, On osmotic pressure in plants and on a thermoelectric method of determining freezing points. (Notes from the botanical School of Trinity College. Dublin 1910. p. 67.)

Dixon and Atkins, Changes in the osmotic pressure of the sap of the developing leaves of Syringa vulgaris. (Notes f. the Bot. Sch. Trin. Coll. Dublin. 1912. p. 107.)

Dixon and Atkins, Osmotic pressure in plants. V. Seasonal Variations in the concentration of the cell-sap of some deciduous and evergreen trees. (Notes f. Bot. Sch. of Trin. Coll. Dublin 1916. Vol. II.)

(kryoskopische Methode), Trinchieri[1]) (kryoskopische Methode), Ursprung und Blum[2]) durchführten. Letztere hatten zudem ihre Untersuchungen nicht, wie meist üblich, auf die Epidermis beschränkt, sondern auf alle Gewebe ausgedehnt und auch Sonnen- und Schattenseite desselben Organes verglichen. Indessen ist auch hier die Wirkung des Lichtes von der Temperatur nicht getrennt.

Auch bei meinen eigenen Untersuchungen ist die Konstanthaltung der übrigen Faktoren meistens noch nicht in befriedigendem Maße durchgeführt, indem die Schlußversuche leider unterbleiben mußten.

Zu den ersten Experimenten diente *Elodea canadensis.* Als Lichtquellen benutzte ich die Sonne und eine Osramlampe von 2500 Kerzen. Zwei 10 cm lange Gipfelsprosse kamen in je einen Glaszylinder von 15 cm Höhe und 5 cm Durchmesser. Beide Zylinder wurden in einem großen mit Wasser gefüllten Glasgefäß in gleicher Weise den Lichtstrahlen exponiert, der eine aber mit einer lichtdichten Stanniolhülle umgeben. Bei der eben beschriebenen Anordnung blieb die Wassertemperatur zwar nicht konstant, zeigte aber im verdunkelten und belichteten Zylinder stets die gleiche Höhe. Im übrigen ist die Methodik dieselbe wie bei den Temperaturversuchen.

Ein Vorversuch orientierte über die Reaktionsrichtung.

Tabelle XXI. **Elodea canadensis.**

1. V. 17.

Vor Südfenster; starke Insolation; Pflanzen vorher in diffusem Zimmerlicht gehalten.

Datum	Dauer der Einwirkung in Stunden	Temperatur	Belichtet				Verdunkelt			
			B. basis	B. mitte	B. spitze	Mittel	B. basis	B. mitte	B. spitze	Mittel
Beginn 2 h 30 p	—	18°	0,38	0,40	0,43	0,403	0,38	0,40	0,43	0,403
„ 3 h 30 p	1	24°	0,40	0,42	0,45	0,423	0,38	0,40	0,42	0,40
„ 5 h p	2 1/2	23°	0,42	0,44	0,46	0,441	0,37	0,39	0,41	0,39
Unterschied nach	2 1/2	.	.	.	.	+ 0,037	.	.	.	— 0,013

Zunahme des belichteten Sprosses . . . 0,037 Mol.
Abnahme des verdunkelten Sprosses . . 0,013 „

Gesamtunterschied: 0,05 Mol.

[1]) Trinchieri, Su le variazioni della pressione osmotica negli organi della Salpichroa rhomboidea. (Bull. dell' orto Bot. d. R. Univ. d. Napoli. T. 2. 1910. p. 471.)

[2]) Ursprung und Blum, l. c.

Der osmotische Wert von *Elodea* steigt also bei Belichtung und fällt bei Verdunkelung. Da die Sprosse aus diffusem Lichte stammen, ist das Sinken der Dunkelkultur zum Teil auf Verdunkelung, zum Teil auf Temperaturerhöhung zu setzen.

Der Versuch wurde wiederholt und auf mehrere Stunden ausgedehnt.

Tabelle XXII. **Elodea canadensis.**

2. V. 17.	Dauer der Einwirkung in Stunden	Temperatur	Belichtet				Verdunkelt			
			B. basis	B. mitte	B. spitze	Mittel	B. basis	B. mitte	B. spitze	Mittel
Beginn 8 h 45 a	—	18°	0,38	0,40	0,42	0,40	0,38	0,40	0,42	0,40
„ 9 h 45 a	1	20°	0,39	0,41	0,43	0,41	0,37	0,39	0,41	0,39
„ 10 h 45 a	2	24°	0,40	0,42	0,43	0,417	0,36	0,38	0,40	0,38
„ 11 h 45 a	3	26°	0,41	0,43	0,44	0,427	0,35	0,37	0,39	0,37
„ 1 h 45	5	30°	0,40	0,42	0,43	0,417	0,34	0,36	0,38	0,36
„ 3 h 45	7	33°	0,41	0,43	0,45	0,43	0,32	0,34	0,36	0,34
Differenz nach	7	.	.	.	.	+ 0,03	.	.	.	— 0,06

Gesamtausschlag in 7 Stunden: 0,03 + 0,06 = 0,09 Mol.

Tabelle XXIII. **Elodea canadensis.**

10. V. 17.	Dauer der Einwirkung in Stunden	Temperatur	Belichtet				Verdunkelt			
			B. basis	B. mitte	B. spitze	Mittel	B. basis	B. mitte	B. spitze	Mittel
Beginn 9 h 30 a	—	18°	0,36	0,38	0,40	0,38	0,36	0,38	0,40	0,38
„ 10 h 30 a	1	25°	0,38	0,40	0,42	0,40	0,32	0,37	0,39	0,37
„ 11 h 30 a	2	30°	0,39	0,41	0,43	0,41	0,35	0,37	0,39	0,37
„ 1 h 30 p	4	32°	0,40	0,42	0,44	0,42	0,33	0,35	0,37	0,35
„ 3 h 30 p	6	31°	0,40	0,43	0,45	0,427	0,32	0,34	0,36	0,34
„ 5 h 30 p	8	31°	0,41	0,43	0,45	0,43	0,30	0,32	0,34	0,32
Differenz nach	8	.	.	.	.	+ 0,05	.	.	.	— 0,06

Gesamtausschlag nach 8 Stunden: 0,05 + 0,06 = 0,11 Mol.

Im folgenden Versuche wurde die Temperatur durch Zugabe von Eis ins äußere Wassergefäß konstant auf 18—20° gehalten.

Tabelle XXIV. **Elodea canadensis.** Temperatur 18—20°.

3. V. 17	Dauer der Einwirkung in Stunden	Belichtet				Verdunkelt			
		B. basis	B. mitte	B. spitze	Mittel	B. basis	B. mitte	B. spitze	Mittel
Beginn $9^{h\,15}$ a	—	0 38	0,40	0,42	0,40	0,38	0,40	0,42	0,40
„ $10^{h\,15}$ a	1	0,39	0,41	0,43	0,41	0,37	0,40	0,42	0,397
„ $11^{h\,15}$ a	2	0,40	0,43	0,45	0,427	0,37	0,39	0,41	0,39
„ $1^{h\,15}$ p	4	0,42	0,44	0,46	0,44	0,37	0,39	0,40	0,387
„ $3^{h\,15}$ p	6	0,43	0,45	0,47	0,45	0,36	0,39	0,40	0,383
„ $5^{h\,15}$	8	0,44	0,46	0,48	0,46	0,36	0,38	0,40	0,38
Differenz nach	8	.	.	.	+ 0,06	.	.	.	— 0,02

Die Geramtdifferenz nach 8 Stunden: 0,06+0,02 = 0,08 Mol. ist kleiner als im vorigen Versuche, der gleich lang dauerte. Die Zunahme im belichteten Pflänzchen ist aber größer, wenn auch nicht so groß, wie man erwarten könnte.

Als künstliche Lichtquelle diente, wie schon erwähnt, eine Osramlampe von 2500 Kerzen. Die Strahlen wurden durch eine große Sammellinse konzentriert und passierten dann eine ca. 20 cm dicke Wasserschicht, bevor sie auf die Versuchsobjekte fielen. Die beiden Sprosse befanden sich in 2 Reagenzgläsern (beim Kontrollsproß in Stanniolumhüllung).

Tabelle XXV. **Elodea canadensis.**
Lichtquelle: Osramlampe von 2500 Kerzen.

28. V. 17.	Dauer der Einwirkung in Stunden	Temperatur	Belichtet				Verdunkelt			
			B. basis	B. mitte	B. spitze	Mittel	B. basis	B. mitte	B. spitze	Mittel
Beginn $6^{h\,30}$ p	—	22°	0,40	0,42	0,44	0,42	0,40	0,42	0,44	0,42
„ $7^{h\,30}$ p	1	24°	0,41	0,43	0,45	0,43	0 40	0 42	0,44	0,42
„ 9^{h} p	2 ½	25°	0,43	0,45	0,47	0,45	0,39	0,41	0,43	0,41
„ 11^{h} p	4½	26°	0,44	0,46	0,48	0,46	0,38	0,40	0,42	0,40
„ $1^{h\,30}$ a	7	28°	0,45	0,47	0,49	0,47	0,36	0 38	0,40	0,38
„ $3^{h\,30}$ a	9	30°	0,45	0,47	0,49	0,47	0,34	0,36	0,38	0 36
„ $6^{h\,30}$ a	12	28°	0,45	0,47	0,49	0,47	0,32	0,34	0 36	0,34
„ $9^{h\,30}$ a	15	28°	0,45	0,47	0,49	0,47	0,31	0,33	0,35	0,33
Differenz nach	15		.	.	.	+ 0,05	.	.	.	— 0,09

Das Resultat ist ähnlich, wie bei den Versuchen mit der Sonne. Auch hier macht sich wieder der Einfluß der Temperatur bemerkbar, der gemeinsam mit der Verdunkelung ein starkes Sinken des Kontrollsprosses bedingt.

Bei einer Wiederholung ließ ich die Reagenzgläser in Wasser tauchen, das durch Eis und Salzzugabe auf 5—7° gehalten wurde.

Tabelle XXVI. **Elodea canadensis.**

Temperatur 5—7°.

29. V. 17.	Dauer der Einwirkung in Stunden	Belichtet				Verdunkelt			
		B. basis	B. mitte	B. spitze	Mittel	B. basis	B. mitte	B. spitze	Mittel
Beginn 11 h a	—	0,40	0,42	0,44	0,42	0,40	0,42	0,44	0,42
„ 1 h p	2	0,42	0,44	0,46	0,44	0,40	0,42	0,44	0,42
„ 4 h p	5	0,44	0,46	0,48	0,46	0,39	0,41	0 43	0,41
„ 7 h p	8	0,45	0,47	0,49	0,47	0,38	0,40	0,42	0,40
„ 11 h p	12	0,46	0,48	0,50	0,48	0,38	0,40	0,42	0,40
Differenz nach	12	.	.	.	+ 0,06	.	.	.	— 0,02

Der Gesamtunterschied beträgt nach 12 stündiger Belichtung 0,06+0,02 = 0,08 Mol., also bedeutend weniger als vorhin. Die Ursache liegt in dem schwachen Sinken des Kontrollsprosses. Die starke Abnahme des letzteren in den Versuchen XXII, XXIII und XXV ist somit nicht auf Verdunkelung, sondern auf das Steigen der Temperatur zu setzen.

Auf die Experimente mit der submersen *Elodea* folgten solche mit Topfkulturen von *Aspidistra elatior*. Ausgebildete Blätter können sich nach Wiesner [1]) wochenlang im Finstern normal erhalten. Die Blätter weisen, als Assimilationsorgane einer Schattenpflanze, anatomisch einen sehr einfachen Bau auf; eine Differenzierung des Mesophylls in Palisaden- und Schwammparenchymzellen ist nicht vorhanden. Epidermis- und Mesophyllzellen sind langgestreckt und groß, für plasmolytische Untersuchungen also gut geeignet.

Alle Pflanzen wurden vor den Versuchen in diffuser Zimmerbeleuchtung bei gleichen Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen gehalten und zu den Experimenten jeweils die bestentwickelten Blätter ausgewählt.

Von einem Blatte wurde auf der einen Seite des Mittelnervs an günstiger Stelle eine Fläche von ca. 3—4 cm² mit dicht an-

[1]) Wiesner, Lichtgenuß der Pflanzen. 1907.

liegendem Stanniolpapier verdunkelt. Von der anderen Blatthälfte wurde eine gleichgroße, symmetrische Fläche abgegrenzt. Das Blatt wurde dann so orientiert, daß die beiden Bezirke senkrecht zur Lichtrichtung standen und gleichmäßig von den Strahlen getroffen wurden. Als Lichtquellen diente zuerst wieder die Sonne und später die erwähnte Osramlampe. Die Stanniolbedeckung hat hier neben der Verdunkelung natürlich noch eine Transpirationshemmung zur Folge. Zur Untersuchung kamen obere und untere Epidermis- sowie die Mesophyllzellen. „Temp." bedeutet die Angabe von Thermometern, die in unmittelbarer Nähe des untersuchten Bezirks aufgehängt waren. Ein Vorversuch zeigte, daß der osmotische Wert im belichteten Teil stieg, während er im verdunkelten sank.

Tabelle XXVII. **Aspidistra elatior.**

Lichtquelle: Sonne.

25. V. 17.	Dauer der Einwirkung in Stunden	Temperatur	Belichtet					Verdunkelt				
			Ob. Ep.	U. Ep.	Ob. Mes	U. Mes.	Mittel	Ob. Ep.	U. Ep.	Ob. Mes.	U. Mes.	Mittel
Beginn 11 h 30 a	—	22°	0,68	0,66	0,68	0,66	0,67	0,68	0,66	0,68	0,66	0,67
„ 3 h 30 a	4	28°	0,71	0,67	0,71	0,67	0,69	0,67	0,64	0,68	0,65	0,66
Differenz nach	4	.	.	.	.	.	+ 0,02	.	.	.	.	— 0,01

Der Unterschied zwischen belichtetem und verdunkeltem Blatteil beträgt 0,02+0,01 = 0,03 Mol.

Aspidistra reagiert also nicht so stark wie *Elodea*, liefert aber immer noch brauchbare Resultate.

Die übrigen, länger dauernden Versuche verlaufen alle im gleichen Sinne.

Tabelle XXVIII. **Aspidistra elatior.**

Lichtquelle: Sonne.

2. VI. 17.	Dauer der Einwirkung in Stunden	Temperatur	Belichtet					Verdunkelt				
			Ob. Ep.	U. Ep.	Ob. Mes.	U. Mes.	Mittel	Ob. Ep.	U. Ep.	Ob. Mes.	U. Mes.	Mittel
Beginn 12 h a	—	20°	0,76	0,78	0,82	0,84	0,80	0,76	0,78	0,82	0,82	0,795
„ 2 h p	2	25°	0,77	0,78	0,83	0,85	0,807	0,75	0,76	0,81	0,80	0,78
„ 5 h p	5	22°	0,78	0,78	0,84	0,85	0,812	0,75	0,76	0,80	0,79	0,775
Differenz nach	5	.	.	.	.	.	+ 0,012	.	.	.	.	— 0,02

Gesamtausschlag: 0,012+0,02 = 0,03 Mol.

Tabelle XXIX. **Aspidistra elatior.**

Lichtquelle: Sonne.

5. V. 17.	Dauer der Einwirkung in Stunden	Temperatur	Belichtet					Verdunkelt				
			Ob. Ep.	U. Ep.	Ob. Mes.	U. Mes.	Mittel	Ob. Ep.	U. Ep.	Ob. Mes.	U. Mes.	Mittel
Beginn 10 h a	—	22°	0,84	0,82	0,85	0,83	0,835	0,84	0,82	0,85	0,83	0,835
„ 11 h a	1	27°	0,85	0,84	0,86	0,84	0,847	0,83	0,82	0,84	0,82	0,827
„ 1 h p	3	33°	0,86	0,84	0,86	0,84	0,85	0,83	0,82	0,83	0,82	0,825
„ 3 h p	5	28°	0,86	0,84	0,86	0,84	0,85	0,83	0,81	0,82	0,80	0,815
„ 5 h p	7	24°	0,85	0,83	0,87	0,85	0,85	0,83	0,80	0,81	0,80	0,81
Differenz nach	7	.	.	.	.	.	+ 0,015	.	.	.	.	— 0,025

Gesamtdifferenz nach 7 Stunden: 0,015 + 0,025 = 0,04 Mol.

Tabelle XXX. **Aspidistra elatior.**

Lichtquelle: Sonne.

4. V. 17.	Dauer der Einwirkung in Stunden	Temperatur	Belichtet					Verdunkelt				
			Ob. Ep.	U. Ep.	Ob. Mes.	U. Mes.	Mittel	Ob. Ep.	U. Ep.	Ob. Mes.	U. Mes.	Mittel
Beginn 10 h a	—	20°	0,76	0,75	0,83	0,84	0,795	0,76	0,75	0,82	0,84	0,792
„ 11 h 30 a	1½	25°	0,77	0,76	0,84	0,85	0,802	0,75	0,75	0,82	0,84	0,79
„ 2 h p	4	32°	0,77	0,76	0,85	0,86	0,81	0,75	0,74	0,81	0,82	0,78
„ 4 h p	6	31°	0,75	0,74	0,87	0,88	0,81	0,74	0,73	0,80	0,81	0,77
„ 6 h p	8	28°	0,73	0,73	0,89	0,89	0,81	0,73	0,72	0,79	0,80	0,76
Differenz nach	8	.	.	.	.	.	+ 0,015	.	.	.	.	— 0,032

Gesamtdifferenz nach 8 Stunden: 0,015 + 0,032 = 0,047 Mol.

In allen diesen Versuchen steigen die Mittelwerte bei Belichtung und fallen im Dunkeln; die einzelnen Gewebe dagegen verhalten sich verschieden. So folgt in der belichteten Epidermis auf ein anfängliches Ansteigen des osmotischen Wertes nach 5—6 Stunden ein Fallen, während das Mesophyll fortwährend zunimmt. Das abweichende Verhalten der Epidermis hängt vermutlich damit zusammen, daß sie kein Chlorophyll enthält und

daher in der Bildung osmotisch wirksamer Stoffe mit dem grünen Mesophyll nicht Schritt halten kann; von diesem Moment an muß dann der Epidermiswert durch die ansteigende Temperatur notwendig heruntergedrückt werden. Aus diesem Grunde kann die Differenz der Mittelwerte aller Gewebe auch nach längerer Belichtung noch verhältnismäßig klein sein. Es kam sogar vor, daß das Sinken der Epidermis das Steigen des Mesophylls kompensierte, so daß nach 8 stündiger Exposition im intensiven Sonnenlicht das Gewebemittel den gleichen Betrag ergab, wie zu Beginn des Experimentes. Im verdunkelten Kontrollteil fiel der osmotische Wert konstant in allen Geweben.

Um den Einfluß verschiedener Lichtintensitäten zu prüfen, brachte ich die Pflanzen in verschiedene Entfernungen von der großen Osramlampe:

1. In 20 cm Entfernung waren sämtliche Gewebe schon nach einer Stunde abgestorben; die Temperatur (direkt vor der bestrahlten Stelle des Blattes gemessen) von 22° bis 35° gestiegen. Dabei war die verdunkelte Partie bei gleichbleibender Färbung dürr und brüchig geworden, während der belichtete Teil makroskopisch keine Veränderung aufwies. Das Mikroskop allerdings ließ ein körniges Plasma und zersetzte Chlorophyllkörner erkennen; Eosinlösung wurde von den toten Zellen, besonders von den großen Kernen gespeichert.
2. In 30 cm Entfernung war das Resultat dasselbe.
3. In 50 cm Entfernung hatten nach 8 Stunden die Mesophyllzellen etwas gelitten, während die meisten Epidermiszellen noch gesund waren. (Vgl. Tabelle XXXI.)

Tabelle XXXI. **Aspidistra elatior.**

50 cm von der Lichtquelle (Osramlampe) entfernt.

14. IX. 17.	Dauer der Einwirkung in Stunden	Temperatur	Belichtet					Verdunkelt				
			Ob. Ep.	U. Ep.	Ob. Mes.	U. Mes.	Mittel	Ob. Ep.	U. Ep.	Ob. Mes.	U. Mes.	Mittel
Beginn 4 h p	—	22°	0,78	0,79	0,89	0,90	0,84	0,78	0,79	0,89	0,90	0,84
„ 5 h p	1	27°	0,80	0,81	0,90	0,91	0,855	0,78	0,79	0,88	0,89	0,835
„ 6 h p	2	28°	0,80	0,80	0 92	0,92	0,86	0,78	0,79	0,88	0,88	0,832
„ 9 h p	5	29°	0,78	0,79	0,92	0,92	0,852	0,77	0,78	0 88	0,88	0,827
„ 12 h p	8[1])	29°	0,78	0,79	0,92	0,93	0,855	0,77	0,77	0,88	0,88	0,825
Differenz nach	8	.	.	.	.	.	+ 0,015	.	.	.	.	— 0,015

Gesamtdifferenz nach 8 Stunden: 0,015 + 0,015 = 0,03 Mol.

[1]) Mesophyllzellen kränkelnd; teilweise mit zersetzten Chlorophyllkörnern.

Tabelle XXXII. **Aspidistra elatior.**

1 m von der Lichtquelle (Osramlampe) entfernt.

12.—13. IX. 17.	Dauer der Einwirkung in Stunden	Temperatur	Belichtet					Verdunkelt				
			Ob. Ep.	U. Ep.	Ob. Mes.	U. Mes.	Mittel	Ob. Ep.	U. Ep.	Ob. Mes.	U. Mes.	Mittel
Beginn 12 h a	—	22°	0,78	0,79	0 90	0,91	0.845	0.78	0,79	0,90	0,91	0,845
„ 2 h p	2	24°	0,79	0,80	0,90	0 91	0 85	0,78	0,79	0 89	0 91	0 842
„ 4 h p	4	25°	0,78	0,78	0,90	0,91	0,842	0 78	0.79	0,89	0 90	0,84
„ 6 h p	6	27°	0,78	0,77	0.91	0,92	0,845	0.78	0,79	0,89	0,90	0,84
„ 8 h p	8	28°	0,78	0,77	0 91	0,92	0,845	0 78	0,79	0,89	0 89	0,837
„ 3 h a	15	27°	0,80	0,79	0,91	0,92	0,855	0,78	0,79	0,88	0,88	0,832
„ 12 h a	24	27°	0,81	0,80	0 92	0.92	0,862	0,78	0,78	0,88	0 88	0,83
„ 6 h p	30	28°	0,81	0 81	0,92	0,92	0,865	0,78	0,78	0,88	0,88	0,83
Differenz nach	30	.	.	.	.	.	+ 0 02	.	.	.	.	— 0 015

Gesamtdifferenz nach 30 Stunden: 0,02 + 0,015 = 0,035 Mol.

4. In 1 m Entfernung war der Mittelwert noch nach 8 Stunden derselbe, dann trat Erhöhung ein. Mehrfache Wiederholungen ergaben stets gleiche Resultate.

Keimlinge von *Lupinus albus* wurden aus Samen in gesiebter Gartenerde gezogen und von 2 gleichbehandelten Topfkulturen, die eine im diffusen Zimmerlicht, die andere im Dunkeln gehalten. Nach 8 Tagen erhielt ich folgende Werte:

Tabelle XXXIII. **Lupinus albus.**

Beide Kulturen gleich stark begossen; Temperatur 18—20°; Luftfeuchtigkeit bei beiden 70—80 %.

	Lichtkultur	Dunkelkultur	Unterschied
Länge	13 cm	19 cm	6 cm
Obere Cotyledonenepidermis	0,54	0,50	0,04
Untere Cotyledonenepidermis	0,53	0,50	0,03
Stengelepidermis	0,33	0 28	0,05

Es zeigt also die Dunkelkultur neben der größeren Länge des Keimstengels in den untersuchten Geweben einen um ca. 0,04 Mol. niedrigeren osmotischen Wert als die Lichtkultur.

Den Einfluß längerer Verdunkelung auf den osmotischen Wert grüner Pflanzen studierte ich an *Elodea canadensis* und *Asplenium Trichomanes*. Die *Elodea*-Sprosse wurden in mit Stanniolpapier vollständig verdunkelten Zylindergläsern gehalten. Eine Kontrollkultur im diffusen Zimmerlicht befand sich unter sonst gleichen Bedingungen. Das Wasser wurde in beiden Kulturen täglich durch solches von gleicher Temperatur erneuert.

Tabelle XXXIV zeigt, daß der osmotische Wert bei Verdunkelung bis zu einem Minimum abnimmt, um in den folgenden Tagen wieder anzusteigen, ohne aber den Anfangswert zu erreichen. Die Abnahme ist am größten in den ersten Tagen der Verdunkelung (vgl. Kurve VII), wird dann kleiner und hört zuletzt auf. Nachdem das Minimum am 5. Tage erreicht ist, steigt und fällt der osmotische Wert abwechselnd mit schwacher Amplitude. Nach einem Monat fängt die Pflanze an zu kränkeln. Vom 9. V. an (Tabelle XXXIV) sind nur die Mittelwerte aus je 3 Tagen wiedergegeben.

Tabelle XXXIV. **Elodea canadensis.**

Direkt aus dem Pflanzenbassin; Temperatur 18—21°; verdunkelt.

Datum	Tage	Osmotischer Wert			
		B. basis	B. mitte	B. spitze	Mittel
3. V. 17	—	0,36	0,38	0,40	0,38
4. V. 17	1	0,31	0,33	0,35	0,33
5. V. 17	2	0,28	0,30	0,32	0,30
6. V. 17	3	0,26	0,28	0,30	0,28
7. V. 17	4	0,25	0,27	0,29	0,27
8. V. 17	5	0,24	0,26	0,28	0,26
9. V. 17	6	0,24	0,26	0,28	0,26
12. V. 17	9	0,243	0,26	0,28	0,261
15. V. 17	12	0,253	0,273	0,293	0,273
18. V. 17	15	0,26	0,28	0,30	0,28
21. V. 17	18	0,28	0,30	0,32	0,30
24. V. 17	21	0,276	0,30	0,32	0,298
27. V. 17	24	0,27	0,29	0,30	0,286
30. V. 17	27	0,27	0,29	0,30	0,286
8. VI. 17	36	0,28	0,30	0,32	0,30
23. VI. 17	51	0,30	0,32	0,34?	0,32?

Kurve VII.

Der osmotische Wert der bei gleicher Temperatur in diffusem Zimmerlicht gehaltenen Kontrollpflanze änderte sich nicht.

Bei einem weiteren gleichen Versuche wurden Gipfelsprosse benutzt, die schon einige Tage vorher im diffusen Tageslicht des Arbeitssaales gestanden und deshalb ein tieferes Mittel besaßen als die vorigen.

Tabelle XXXV. **Elodea canadensis.**

Temperatur 19—21°; verdunkelt.

Datum	Tage	Osmotischer Wert			
		B. basis	B. mitte	B. spitze	Mittel
7. V. 17	—	0,32	0,34	0,36	0,34
8. V. 17	1	0,29	0,31	0 33	0 31
9. V. 17	2	0,27	0,29	0,31	0.29
10. V. 17	3	0,25	0,27	0 29	0,27
11. V. 17	4	0,25	0,27	0,29	0,27
12. V. 17	5	0 25	0,27	0.29	0,27
15. V. 17	8	0,27	0,29	0 31	0,29
18. V. 17	11	0,26	0,283	0,303	0,282
21. V. 17	14	0,28	0 30	0,32	0,30
24. V. 17	17	0 28	0,30	0.32	0 30
27. V. 17	20	0 273	0,29	0,31	0,291
30. V. 17	23	0,27	0.20	0,31	0,29
8. VI. 17	32	0,29	0 31	0,33	0,31

Der Anfangswert liegt hier tiefer und das Minimum wird früher (schon am 3. Tage) erreicht; im übrigen verlaufen beide Versuche in gleichem Sinne.

In beiden Fällen sinkt der osmotische Wert auch bei totalem Aushungern nicht unter 0,26—0,27 Mol. Rohrzucker. Die Sprosse zeigten bis gegen Ende des Versuches normale Plasmolyse und Deplasmolyse und kontinuierliches Wachstum.



Kurve VIII a, b, c.

In analoger Weise behandelte und untersuchte ich *Asplenium Trichomanes*. Von 2 Topfpflanzen, die vorher einige Tage unter gleichen Bedingungen im Laboratorium gehalten worden waren, brachte ich die eine in einen Dunkelkasten; die andere blieb weiter dem diffusen Licht ausgesetzt. Da im Dunkelkasten die Luft gesättigt war, kam auch die Kontrollpflanze unter eine Glasglocke in 100 % Luftfeuchtigkeit. Dieser Umstand bewirkte ein Sinken des osmotischen Wertes auch bei der Kontrollpflanze, das natürlich in Rechnung zu ziehen war.

Tabelle XXXVI. **Asplenium Trichomanes.**

Datum	Tage	Verdunkelt			Kontrollpflanze			Einfluß der Verdunkelung
		Ob. Ep.	U. Ep.	Mittel	Ob. Ep.	U. Ep.	Mittel	
1. V. 17	—	0,70	0,68	0,69	0,69	0,67	0,68	0,69
2. V. 17	1	0,68	0,66	0,67	0,69	0,67	0,68	0,67
3. V. 17	2	0,65	0,63	0,64	0,69	0,67	0,68	0,64
4. V. 17	3	0 63	0,61	0,62	0,67	0,65	0,66	0,64
5. V. 17	4	0 60	0.58	0,59	0,66	0 64	0,65	0,62
6. V. 17	5	0,56	0,54	0,55	0,66	0,64	0,65	0,58
7. V. 17	6	0,53	0,51	0.52	0 64	0 62	0,63	0,57
8. V. 17	7	0,52	0,50	0.51	0,62	0,60	0,61	0,58
9. V. 17	8	0 54	0,52	0.53	0,60	0,58	0,59	0,62
10. V. 17	9	0,52	0 50	0.51	0 58	0.56	0.57	0,62
11. V. 17	10	0,51	0,49	0,50	0,58	0,56	0,57	0,61
12. V. 17	11	0,52	0,50	0,51	0,58	0,56	0,57	0,62

An den folgenden Tagen änderte sich der osmotische Wert nicht weiter.

Das durch die Verdunkelung bedingte Minimum wird am 6. Tage erreicht. Vgl. Kurven VIII a, b, c.

Wir haben früher das Verhalten bei starken Änderungen der Lichtintensität studiert. Im Anschluß soll untersucht werden, wie die Pflanze auf geringe Beleuchtungsdifferenzen reagiert. Die ersten Beobachtungen machte ich an einem gläsernen, mit *Elodea* dicht angefüllten Bassin, das hinter einem Südostfenster stand. Die Fensterseite erhält direkte Sonne, die Zimmerseiten nur diffuses Licht. Gleichzeitig bei einer Wassertemperatur von 10^0 untersucht fand ich:

Tabelle XXXVII. **Elodea canadensis.**

	Fensterseite	Bassinmitte	Rückseite
Blattspitze 1	0,44	0,42	0,40
„ 2	0,42	0,40	0,38
Blattbasis 3	0,40	0,38	0,36
Mittelwert in Mol.	0,42	0,40	0,38

Hierauf wurden *Elodea*-Pflanzen in Zylindergläsern (in 1 Glas 1 Sproß) in verschiedenen Entfernungen hinter einem Südost-

fenster aufgestellt und nach 8 Tagen wieder untersucht, ein Sproß zudem im Dunkeln gehalten. Ich maß die Lichtintensität bei jedem Glas mit dem neuen Wiesnerschen Insolator von V. Vouk[1]) an demselben klaren Tage zwischen 10 und 12 Uhr morgens; das Resultat gibt jeweils die Mittel aus mehreren Messungen (vgl. Tabelle XXXVIII).

Tabelle XXXVIII. **Elodea canadensis.**
Einwirkung 8 Tage; Anfangslänge 6 cm.

Entfernung vom Fenster	Lichtintensität in B. E.	Verhältnis der Intensitäten	Osmotischer Wert				Differenzen des Os. Wertes	Länge in cm
			B. basis	B. mitte	B. spitze	Mittel		
Verdunkelt	—	—	0,28	0,30	0,32	0,30	—	9,5
7 m	0,00085	1	0,31	0,33	0,35	0,33	0,03	8,5
6 m	0,00257	3	0,34	0,36	0,38	0,36	0,06	8
2 m	0,00770	9	0,36	0,38	0,40	0,38	0,08	7,2
0,10 m	0,02570	30	0,39	0,41	0,43	0 41	0,11	6,5

Daraus ergibt sich eine Annäherung an folgende Gesetzmäßigkeit: Stehen die Lichtintensitäten im Verhältnis

$$1 : 3^1 : 3^2\ (9) : \text{ca. } 3^3\ (30),$$

so stehen die Zunahmen des osmotischen Wertes im Verhältnis:

$$1 \times 3 : \text{ca. } 2 \times 3 : \text{ca. } 3 \times 3.$$

Ob sich bei Häufung der Versuche eine bessere Übereinstimmung ergibt und ob die Gesetzmäßigkeit auch für andere Intensitäten gilt, haben weitere Versuche zu zeigen. Ferner ist in bekannter Weise mit dem stärksten Längenwachstum der schwächste osmotische Wert verbunden und umgekehrt.

In ähnlicher Weise wurden auch Topfkulturen von *Cytisus sagittalis* in verschiedenen Entfernungen vom Fenster aufgestellt und eine Kultur ins Dunkle gebracht.

Tabelle XXXIX. **Cytisus sagittalis.**
Vorher in diffusem Licht von 0,0077 B-E.
Luftfeuchtigkeit 70 %; Temperatur 13—15°.

Lichtintensität	Osmotischer Wert				
	Epidermis	Schwammpar.	Pal. innere Reihe	Pal. äußere Reihe	Mittel
Verdunkelt	0,78	0,73	0,77	0,81	0,772
0,00068	0,80	0,75	0,80	0,84	0,797
0,00130	0,82	0,78	0,83	0,86	0,822
0,01100	0,86	0,84	0,88	0,92	0,875

Hier stehen die Lichtintensitäten im Verhältnis $1 : 2^1 : 2^4$ und die Zunahmen des osmotischen Wertes im Verhältnis ca. 1×2 : ca. 3×2. (4×2 für ä. Pal.)

[1]) Wiesner, Lichtgenuß der Pflanzen. 1907.
Vouk, V., Ein verbesserter, neuer Wiesnerscher Insolator zur Bestimmung des Lichtgenusses. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1912, S. 391.)

Diese wenigen Beispiele zeigen deutlich, wie notwendig es ist, bei vergleichenden osmotischen Untersuchungen die Lichtintensitäten genau zu bestimmen. Grobe Helligkeitsschätzungen genügen nicht und Nachlässigkeiten in dieser Hinsicht können nicht unbedeutende Fehler nach sich ziehen.

III. Der Einfluß der Wellenlänge des Lichtes.

Soll der Einfluß der Wellenlänge untersucht werden, so muß die Intensität konstant gehalten werden.

Ein Apparat, der diese Forderungen erfüllt und die Intensität mit Thermosäule und Galvanometer zu messen erlaubt, wurde mir von Ursprung[1]) gütigst zur Verfügung gestellt. Ich beschränkte mich auf die folgenden 3 Bezirke:

Die C-Linie im Rot,
die Thallium-Linie im Grün und
die h-Linie im Violett.

Da der Apparat so eingerichtet war, daß gleichzeitig mit 2 auf gleiche Intensität abgestimmten Bezirken gearbeitet wurde, verglich ich zuerst C mit Tl und darauf Tl mit h.

Als Versuchsobjekte eigneten sich einzelne *Elodea*-Blättchen sehr gut. Sie kamen einzeln in kleinen planparallelen, mit Wasser gefüllten Küvetten vor die Spalten des Apparates. Beide Blättchen stammten von dem gleichen Quirl und wurden in der Längsrichtung der Spalten orientiert (Sproß vorher bei Zimmerbeleuchtung).

Tabelle XL. **Elodea canadensis.**

Temperatur 19—21°.

Datum	Rot: C — linie				Grün: Tl — linie			
	B. basis	B. mitte	B. spitze	Mittel	B. basis	B. mitte	B. spitze	Mittel
6. VII. 17 $11^{h\,15}$ a vor der Exposition	0,38	0,40	0,42	0,40	0,38	0,40	0,42	0,40
$11^{h\,15}$ — $5^{h\,15}$ p also 6 Stunden exponiert	0,46	0,48	0,50	0,48	0,44	0,46	0,48	0,46
Zunahme in 6 Stunden	.	.	.	0,08	.	.	.	0,06

Während also im Rot bei C der osmotische Wert um 0,08 Mol. stieg, nahm er im Grün nur um 0,06 Mol. zu.

Es frug sich nun, war das Steigen des osmotischen Wertes um diesen hohen Betrag nur auf die Einwirkung der betreffenden

[1]) Ursprung, Über die Bedeutung der Wellenlänge für die Stärkebildung. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1918. S. 88.)

Lichtstrahlen zurückzuführen oder spielte der Umstand mit, daß während der Versuchsdauer das Blättchen vom Sprosse entfernt war.

Um dies zu prüfen, hielt ich eine Anzahl Blättchen unter sonst gleichen Bedingungen bei Zimmerbeleuchtung: Der osmotische Wert änderte sich während der 6 Stunden nicht.

Wiederholungen des Versuches ergaben genau dasselbe Resultat.

Wie Tabelle XLI zeigt, steigt der osmotische Wert im Blau noch weniger als im Grün.

Tabelle XLI. **Elodea canadensis.**
Temperatur 21°.

Datum	Grün: Tl — linie				Violett: h — linie			
	B. basis	B. mitte	B. spitze	Mittel	B. basis	B. mitte	B. spitze	Mittel
13. VII. 17 5 h a vor der Exposition	0,38	0.40	0,42	0,40	0,38	0,40	0,42	0,40
5 h — 11 h a also 6 Stunden exponiert	0,43	0,45	0,48	0,453	0,40	0,42	0,44	0,42
Zunahme in 6 Stunden	.	.	.	0,053	.	.	.	0,02

Wiederholungen ergaben dasselbe Resultat.

Es wirkt also bei gleicher Intensität Rot (C) stärker als Grün (Tl) und dieses wieder stärker als Blau (h).

IV. Der Einfluß von Luft- und Bodenfeuchtigkeit.

Einen dampfgesättigten Raum erzeugte ich durch Kultur der Versuchspflanzen unter Glasglocken, die mit feuchten Fließpapierstreifen ausgekleidet waren; neben den Pflanzen stand ein Gefäß mit Wasser. Das untersuchte Lebermoos wuchs in gleichpräparierten Glasschalen mit übergreifendem Deckel. Wurde das Wassergefäß durch eine Schale mit gekörntem $CaCl_2$ ersetzt, so erhielt ich durch Variieren der $CaCl_2$-Menge die nötigen Feuchtigkeitsgrade unter 100 %. Beim Arbeiten mit größeren Glasglocken hing das Calciumchlorid möglichst ausgebreitet in einem Körbchen aus feinem Drahtgeflecht über der Versuchspflanze. Zur Erzeugung besonders niedriger Luftfeuchtigkeit benutzte ich außer $CaCl_2$ auch metallisches Natrium. Die Stangen wurden in dünne Scheiben zerschnitten unter die Glocke gebracht. Zur Bestimmung der relativen Luftfeuchtigkeit dienten Haarhygrometer, die häufig kontrolliert wurden. Die Ablesungen sind auf ca. 5 % genau, was für meine Zwecke ausreichend war.

Der Tatsache, daß Luft- und Bodenfeuchtigkeit den osmotischen Wert beeinflussen, sind wir bereits in den vorigen Kapiteln

begegnet. So fanden wir bei unsern Temperaturversuchen ein Sinken der in gesättigter Luft gehaltenen Kontrollkulturen. Als weitere Belege seien je eine Versuchsreihe mit *Plagiochila* und *Asplenium* angeführt. Die Objekte stammten aus dem Freien, wurden in 100 % Luftfeuchtigkeit gebracht und nach 3 Tagen zum ersten Mal untersucht.

Tabelle XLII. **Plagiochila asplenioides.**
Stets zu gleicher Tageszeit untersucht.
Temperatur 19—21°; Luftfeuchtigkeit 100 %; Boden feucht.

	28. VI. 16	29. VI. 16	30 VI. 16	1. VII 16	10. VII. 16	Abnahme nach 12 Tagen
Pflänzchen I	0,89	0,87	0,86	0,85	0,83	0,06
„ II	0,87	0,86	0,84	0,83	0,82	0,05
„ III	0,88	0,88	0,86	0,84	0,83	0,05
Mittelwert	0,88	0,87	0,85	0,84	0,827	0,053

Tabelle XLIII. **Asplenium Trichomanes.**
Stets zu gleicher Tageszeit untersucht.
Temperatur 19—21°; Luftfeuchtigkeit 100 %; Boden feucht.

	24. III. 17	25. III. 17	26. III. 17	28. III. 17	9. IV. 17	12. IV. 17	16. IV. 17	Abnahme nach 24 Tagen
Obere Epid.	0,84	0,84	0,83	0,82	0,77	0,75	0,74	0,10
Untere Epid.	0,82	0,82	0,81	0,80	0,75	0,73	0,72	0,10
Mittelwert	0,83	0,83	0,82	0,81	0,76	0,74	0,73	0,10

Die bedeutende Abnahme des osmotischen Wertes ist in beiden Fällen der vereinten Wirkung von Luft- und Bodenfeuchtigkeit zuzuschreiben. Auch bei Copelands[1]) Temperaturversuchen mit *Mnium* greift diese Erscheinung als störender Faktor ein.

Umgekehrt hat die Herabsetzung der Luftfeuchtigkeit eine bedeutende Erhöhung des osmotischen Wertes zur Folge, wenn der Boden nicht gegen Austrocknen geschützt ist.

Tabelle XLIV. **Plagiochila asplenioides.**
3 Schalen I, II, III mit je 3 Pflänzchen. Temperatur 18—19°.

	I		II		III	
	Relative Luft-feuchtigkeit	Osmot. Wert (Mittel aus 3 Pfl.)	Relative Luft-feuchtigkeit	Osmot. Wert (Mittel aus 3 Pfl.)	Relative Luft-feuchtigkeit	Osmot. Wert (Mittel aus 3 Pfl.)
Beginn	100 %	0,90	100 %	0,91	100 %	0,90
Nach 2tägigem Aufenthalt bei	85 %	0,95	75—80 %	0,97	70 %	1,00
Differenz	15 %	0,05	20—25 %	0,06	30 %	0,10

Abnahme bei den Kontrollpflänzchen durchschnittlich 0,02 Mol.

[1]) Copeland, l. c. p. 6—7.

Der osmotische Wert stieg also (mit Berücksichtigung der Abnahme von 0,02 Mol. bei den Kontrollpflanzen):

bei 70 % relativer Luftfeuchtigkeit um 0,12 Mol.,
bei 75—80 % relativer Luftfeuchtigkeit um 0,08 Mol.,
bei 85 % relativer Luftfeuchtigkeit um 0,07 Mol.

Unter 70 % relativer Luftfeuchtigkeit ging *Plagiochila* bei Temperaturen von 18—19° zugrunde; bei höherer Temperatur ertrug sie Luftfeuchtigkeit unter 100 % überhaupt nicht. Am natürlichen Standort des Lebermooses, dem stets feuchten, schattigen Waldboden, maß ich auch an trockenen Tagen 90 %. Zudem bildet *Plagiochila* größere Rasen, die zwischen den einzelnen Pflänzchen Wasser in flüssiger Form längere Zeit zurückhalten.

Etwas widerstandsfähiger zeigte sich *Plagiochila* in Versuch XLV, wo ich die Pflänzchen im Rasenverbande ließ. Sie stammten frisch aus dem Walde von einem Standorte mit 100 % relativer Feuchtigkeit.

Tabelle XLV. **Plagiochila asplenioides.**

Temperatur 10—12°.

	17. X 17	18. X. 17	19. X. 17	20. X. 17	26. X. 17
Relative Luftfeuchtigkeit	100 %	90 %	80 %	70—75 %	65 – 70 %
I	0,86	0,92	0,96	1,00	1,05
II	0,85	0,90	0,95	0,98	1,03
Mittelwert	0,855	0,91	0,955	0,99	1,04

Wie man aus Tabelle XLV ersieht, erträgt *Plagiochila* im Rasenverbande bei einer Temperatur von 10—12° längere Zeit eine relative Feuchtigkeit der umgebenden Luft von 65—70 %. Der osmotische Wert stieg in den ersten 3 Tagen schnell um 0,135 Mol., während er in den folgenden 6 Tagen nur noch um 0,05 Mol. zunahm.

In Versuch XLVI ließ ich einzelne Pflänzchen, deren osmotischen Wert ich anfangs bestimmte, auf dem Arbeitstisch liegen. Die Luftfeuchtigkeit betrug vorher 100 %, während des Versuches 80 %.

Tabelle XLVI. **Plagiochila asplenioides.**

Temperatur 11°.

24. X. 17	9 h a	9 h 15	9 h 30	10 h	11 h	12 h
I	0,86	0,88	0,89	0,92	0,98	1,06
II	0,88	0,90	0,92	0,96	1,00	1,10
Mittelwert	0,87	0,89	0,905	0,94	0,99	1,08

Nach 3 Stunden sind die Pflänzchen krank.

Elodea-Sprosse starben außerhalb des Wassers in 70 % Luftfeuchtigkeit bei 18—20° innerhalb weniger Minuten[1]).

Sehr widerstandsfähig gegen niedere Luft- und Bodenfeuchtigkeit ist *Asplenium Trichomanes*. Die Exemplare stammten von einer Mauer, wo sie von Hause aus mit schwieriger Wasserversorgung zu kämpfen hatten.

In Versuch XLVII ging mit der Herabsetzung der Feuchtigkeit in der umgebenden Luft die Austrocknung der Topferde Hand in Hand. Die Pflanze befand sich vorher einige Tage bei 100 %; der Boden wurde anfangs stark angefeuchtet.

Tabelle XLVII. **Asplenium Trichomanes.**

Temperatur 18—20°.

Datum	Relative Luftfeuchtigkeit	Osmotischer Wert		
		Obere Epidermis	Untere Epidermis	Mittel
23. IX. 16	100 %	0,48	0,46	0,47
23. IX.—27. IX. 16	85 %	0,51	0,50	0,505
27. IX — 2. X. 16	75 %	0,54	0,52	0,53
2 X — 5. X. 16	65—70 %	0,56	0,54	0,55
5. X.— 7. X. 16	85 %	0,55	0,53	0,54
7. X.—11. X. 16	100 %	0,52	0,50	0,51
11. X.—17. X 16	100 %	0,50	0,48	0,49

Der osmotische Wert stieg, wie zu erwarten war, mit abnehmender Feuchtigkeit und fiel wieder mit steigender Feuchtigkeit ohne den Anfangswert zu erreichen.

Den folgenden Versuch änderte ich in dem Sinne ab, daß ich den stark angefeuchteten Boden mittels Korkdeckel und Vaseline nach oben abschloß.

Tabelle XLVIII. **Asplenium Trichomanes.**

Temperatur 18—20°.

Datum	Relative Luftfeuchtigkeit	Osmotischer Wert		
		Obere Epidermis	Untere Epidermis	Mittel
22. X. 16	100 %	0,52	0,50	0,51
22. X.—26. X. 16	80 %	0,52	0,50	0,51
26. X.—30. X. 16	70 %	0,52	0,50	0,51
30. X.— 2. XI. 16	20—25 %	0,54	0,52	0,53

Das Resultat ist überraschend. Während im vorigen Versuche bei freier Bodenoberfläche nach 9 Tagen bei einer schließlichen Luftfeuchtigkeit von 75 % ein Steigen um 0,06 Mol. erfolgte, ist hier nach 8 Tagen mit schließlich 70 % Luftfeuchtigkeit keine Zunahme festzustellen. Erst eine Verminderung der Luftfeuchtigkeit auf 20—25 % bewirkte ein schwaches Ansteigen um 0,02 Mol.

---

[1]) Dagegen kann *Elodea* nach Lidforss (p. 46) in der Nähe des Nullpunktes ohne Schaden in feuchter Luft gehalten werden.

Eine gewogene Menge Sand wurde bei 110° getrocknet, gewogen und durch Wasserzugabe auf 10 % Bodenfeuchtigkeit gebracht. In eine mit diesem Sande beschickte Schale pflanzte ich ein Exemplar von *Asplenium Trichomanes*, schloß die Bodenoberfläche mit Korkscheiben ab und variierte die Luftfeuchtigkeit.

Tabelle XLIX. **Asplenium Trichomanes.**
Bodenfeuchtigkeit 10 %; Temperatur 18°—20°.

Datum	Relative Luftfeuchtigkeit	Osmotischer Wert		
		Obere Epidermis	Untere Epidermis	Mittel
13. XI. 16	100 %	0,53	0,51	0,52
13. XI.—14. XI. 16	70 %	0,55	0,53	0,54
14. XI.—15. XI. 16	20—25 %	0,57	0,55	0,56

Der osmotische Wert steigt also, wenn Luft- und Bodenfeuchtigkeit abnehmen, er ändert sich aber nur wenig, wenn der Boden stark feucht ist und vor Austrocknen geschützt wird. Lufttrockenheit bewirkt erst dann ein erhebliches Steigen, wenn die Bodenfeuchtigkeit gering geworden ist.

Dieses Resultat deckt sich mit den Erfahrungen von E. Pringsheim[1]) und Ursprung und Blum[2]), die nicht in der Transpirationsgröße, sondern im Wassermangel die Ursache für die Erhöhung des osmotischen Wertes erblicken. Dieser Satz findet in den später zu besprechenden Windversuchen eine weitere Bestätigung.

Um einen genauen Einblick in das Verhältnis zwischen Bodenfeuchtigkeit und osmotischem Wert zu gewinnen, benutzte ich Böden mit bekanntem Wassergehalt. Ich trocknete Sand bei 110° und füllte gewogene Mengen in Schalen ab. Diese versetzte ich mit berechneten Mengen Wasser und erhielt so Kulturböden mit 5 %, 10 %, 20 %, 30 % Wasser. Bei 30 % war der Sand gesättigt. Jede Schale wurde mit einer Pflanze beschickt und dann der Boden nach oben abgeschlossen. Durch gleich stark entwickelte Versuchsexemplare mit gleichem Anfangswert suchte ich individuelle Verschiedenheiten möglichst auszuschließen. Der osmotische Wert wurde sofort bestimmt und die Kulturen bei einer Luftfeuchtigkeit von 60—65 % stehen gelassen.

Tabelle L. **Asplenium Trichomanes.**
Temperatur 18—20°.

Datum	5 % Bodenfeuchtigkeit			10 % Bodenfeuchtigkeit		
	Ob. Ep.	U. Ep.	Mittel	Ob. Ep.	U. Ep.	Mittel
Beginn 29. XI. 16	0,65	0,64	0,645	0,62	0,62	0,62
2. XII. 17	0,70	0,69	0,695	0,66	0,66	0,66
Zunahme	.	.	0,05	.	.	0,04

[1]) Pringsheim, Ernst, Wasserbewegung und Turgorregulation in welkenden Pflanzen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 43. 1906. S. 120.)

[2]) Ursprung und Blum, Über den Einfluß der Außenbedingungen auf den osmotischen Wert. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1916. S. 141.)

Tabelle LI. **Asplenium Trichomanes.**

Temperatur 18—20°.

Datum	10 % Bodenfeuchtigkeit			20 % Bodenfeuchtigkeit			30 % Bodenfeuchtigkeit		
	Ob. Ep.	U. Ep.	Mittel	Ob. Ep.	U. Ep.	Mittel	Ob. Ep.	U. Ep.	Mittel
Beginn 13. XI. 16	0,53	0,52	0,525	0,53	0,52	0,525	0,53	0,52	0,525
„ 16. XI. 17	0,57	0,56	0,565	0,56	0,56	0,56	0,55	0,54	0,545
Zunahme	.	.	0,04	.	.	0,035	.	.	0,02

Der osmotische Wert steigt also mit abnehmender Bodenfeuchtigkeit.

Auf etwas anderem Wege erhielt ich ein ähnliches Resultat mit Keimlingen von *Zea Mays*. Sie wurden in gesiebter Gartenerde aus Samen gezogen und mit verschiedenen Mengen Wasser begossen. Doch machten sich hier individuelle Schwankungen zu stark bemerkbar, um den Einfluß kleinerer Abstufungen erkennen zu können. Es seien daher nur die extremen Glieder einer längeren Versuchsreihe angeführt (Tab. LII).

Tabelle LII. **Zea Mays.**

Topfkulturen aus Samen gezogen, 14 Tage alt.
Luftfeuchtigkeit 70 %; Temperatur 18—20°.

Wasser pro Tag	Osmotischer Wert			
	Ob. Epid.	U. Epid.	N. P.*)	Mittel
30 ccm	0,29	0,28	0,30	0,29
120 ccm	0,26	0,25	0,27	0,26
Differenz	0,03	0,03	0,03	0,03

*) N. P. = Nervenparenchym.

Ähnliche Beobachtungen wurden mehrfach gemacht:

Schon de Vries[1]) fand für *Helianthus* bei trockenem Wetter 0,23 Aeq. KNO_3, nach einwöchentlichem Begießen 0,18. Cavara[2]) gibt für turgeszente Blätter von *Sedum maximum* △ 0,44 an, für welke Blätter △ 0,58. Auch nach E. Pringsheim[3]) zeigen trocken gehaltene Keimlinge einen bedeutend höheren osmotischen Wert, z. B. *Solanum tuberosum* feucht gehalten (30 cm lang) 20 %[4]), trocken (8 cm lang) 50 %; *Cucurbita* feucht 14—16 %, trocken 55 %.

[1]) Vries, de, Analyse der Turgorkraft. 1884. S. 561.

[2]) Cavara, Risultati di una serie di ricerche crioscopiche sui vegetali. (Contrib. Biol. veg. IV. T. III—IV. 1905. p. 66.)

[3]) Pringsheim, E., Wasserbewegung und Turgorregulation in welkenden Pflanzen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 43. 1906. S. 117 und 128.)

[4]) % bedeutet hier Prozente einer Salpeternormallösung.

Kerstan[1]) findet beim Welken von *Callisia repens* eine Zunahme bis 1,5 % KNO_3. Fitting[2]) gibt für Wüsten sogar Werte von 3 Mol. KNO_3 an und Senn[3]) teilt mit, daß er bei *Chroolepideen* selbst in gesättigter KNO_3-Lösung keine Plasmolyse beobachtete. Meier[4]) konstatiert an denselben Spezies auf Felsen und Geröll um 0,25—0,29 Mol. KNO_3 höhere Werte, als auf Humusbändern und Alpenwiesen. Ähnliche Beobachtungen finden sich ferner bei Ursprung und Blum[5]) sowie auch bei Blum[6]), der z. B. die Wurzelwerte bei erhöhter Bodenfeuchtigkeit herabgesetzt fand.

V. Der Einfluß der Konzentration der Kulturflüssigkeit.

Diese Untersuchungen schließen sich engstens an die Versuche über den Einfluß der Bodenfeuchtigkeit an. Durch zahlreiche Arbeiten ist festgestellt, daß eine Erhöhung der osmotischen Energie der Nährlösung eine Steigerung des osmotischen Wertes der Pflanzen bedingt: für Schimmelpilze durch Eschenhagen[7]), Mayenburg[8]), Pantanelli[9]) und Raciborski[10]); für Meeresalgen durch Janse[11]), Drevs[12]) und Buchheim[13]), durch letztern auch für Süßwasseralgen; für höhere Pflanzen durch Wieler[14]),

[1]) Kerstan, Über den Einfluß des geotropischen und heliotropischen Reizes auf den Turgordruck in den Geweben. (Beitr. z. Biol. d. Pfl. 1907. S. 176.)

[2]) Fitting, Wasserversorgung und osmotische Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen. (Zeitschr. f. Bot. 1911. S. 271.).

[3]) Senn, Der osmotische Druck einiger Epiphyten und Parasiten. (Verh. d. naturf. Ges. Basel. 1913. Bd. 24. S. 179.)

[4]) Meier, Zur Kenntnis des osmotischen Wertes der Alpenpflanzen. [Inaug.-Diss.] Freiburg, Schweiz, 1916.

[5]) Ursprung und Blum, Über den Einfluß der Außenbedingungen auf den osmotischen Wert. — Über die periodischen Schwankungen des osmotischen Wertes. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1916.)

[6]) Blum, Zur Kenntnis der Größe und Schwankung des osmotischen Wertes. [Inaug. Diss.] Freiburg 1916.

[7]) Eschenhagen, Über den Einfluß verschiedener Konzentrationen auf Schimmelpilze. [Inaug. Diss.] Leipzig 1889.

[8]) Mayenburg, Lösungskonzentration und Turgorregulation bei Schimmelpilzen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 36. 1901.)

[9]) Pantanelli, Zur Kenntnis der Turgorregulation bei Schimmelpilzen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 40. 1904.)

[10]) Raciborski, Über die obere Grenze des osmotischen Druckes der lebenden Zelle. (Bull. de l'Acad. des Scienc. de Cracovie. 1905.)

[11]) Janse, Die Permeabilität des Protoplasmas. Akademie van Wetenschappen. Amsterdam 1888.

[12]) Drevs, Die Regulation des osmotischen Druckes in Meeresalgen bei Schwankungen des Salzgehaltes im Außenmedium. (Arch. der naturf. Ges. Mecklenburg. 1896.)

[13]) Buchheim, Der Einfluß des Außenmediums auf den Turgordruck einiger Algen. [Inaug. Diss.] Bern 1915.

[14]) Wieler, Plasmolytische Versuche mit unverletzten phanerogamen Pflanzen. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 5. 1887. S. 375.)

Stange[1]) und van Rysselberghe[2]). Letzterer zeigte auch, daß sowohl in verschiedenen Salzlösungen, wie in Rohrzucker die Zunahme nach dem Weberschen Gesetze erfolgt.

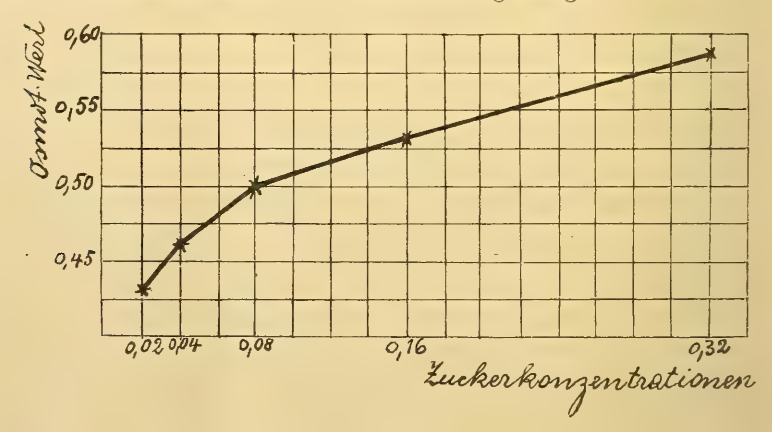
Zu meinen eigenen Versuchen diente wieder *Elodea*; ich kultivierte sie in Rohrzuckerlösungen, während van Rysselberghe, der mit derselben Pflanze experimentierte, Traubenzucker benutzte.

Tabelle LIII. *Elodea canadensis*.

Mittelwerte aus 2 verschiedenen Versuchsserien. Rohrzuckerlösungen täglich erneuert. Länge der Sprosse (Gipfelsprosse) 10 cm. Zimmerbeleuchtung; Temperatur 18—20°.

Rohrzucker-Konz. in Mol.		0,00	0,02	0,04	0,08	0,16	0,32
Osmot. Wert	B. spitze	0,42	0,45	0,49	0,52	0,56	0,62
	B. mitte	0,40	0,43	0,46	0,50	0,53	0,58
	B. basis	0,38	0,41	0,44	0,48	0,50	0,56
Mittel		0,40	0,43	0,463	0,50	0,53	0,586

Tabelle LIII und Kurve IX zeigen, daß der osmotische Wert mit der Konzentration der Außenlösung steigt



Kurve IX.

Da selbstverständlich auch die Zeit, während welcher die Objekte in den betreffenden Lösungen liegen, für die Steigerung des osmotischen Wertes von Bedeutung ist, prüfte ich eine etwas umfangreichere Versuchsserie bis zum 8. Tag je alle 24 Stunden und dann bis zum 14. Tag alle 48 Stunden.

[1]) Stange, Beziehungen zwischen Substratskonzentration, Turgor und Wachstum bei einigen phanerogamen Pflanzen. (Bot. Zeitung. 1892. S. 252.)

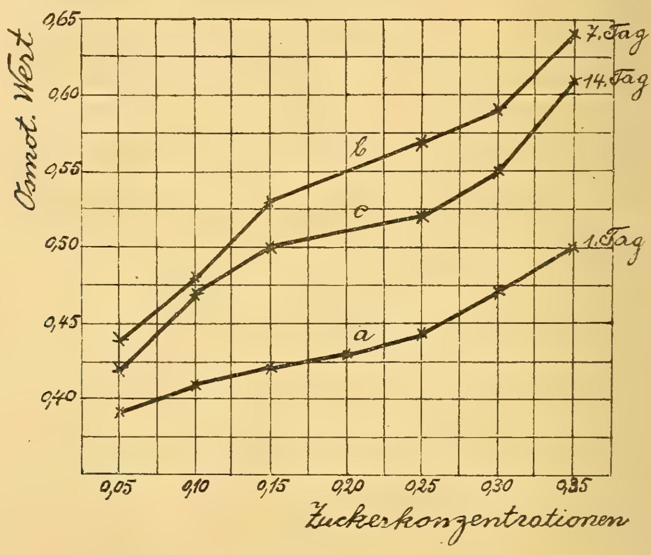
[2]) Rysselberghe, van, Réaction osmotique des cellules végétales à la concentration du milieu. (Mém. couronn. par l'Acad. de Belgique. T. 58. 1899.)

Tabelle LIV. **Elodea canadensis.** 5. XI. 17. — 19. XI. 17.

Zone 1 = Blattbasis; Zone 2 = Blattmitte; Zone 3 = Blattspitze; M = Mittelwert des Blättchens.

	0,05				0,10				0,15				0,20				0,25				0,30				0,35			
	1	2	3	M	1	2	3	M	1	2	3	M	1	2	3	M	1	2	3	M	1	2	3	M	1	2	3	M
Beginn	0,36	0,38	0,40	0,38	0,36	0,38	0,40	0,38	0,36	0,38	0,40	0,38	0,36	0,38	0,40	0,38	0,36	0,38	0,40	0,38	0,36	0,38	0,40	0,38	0,36	0,38	0,40	0,38
1. Tag	0,37	0,39	0,41	0,39	0,39	0,41	0,43	0,41	0,40	0,42	0,44	0,42	0,41	0,43	0,45	0,43	0,42	0,44	0,47	0,443	0,45	0,47	0,50	0,473	0,47	0,50	0,53	0,50
2. Tag	0,39	0,41	0,43	0,41	0,41	0,43	0,45	0,43	0,42	0,44	0,47	0,443	0,43	0,45	0,47	0,45	0,44	0,46	0,48	0,46	0,47	0,49	0,52	0,493	0,50	0,52	0,54	0,52
3. Tag	0,41	0,43	0,45	0,43	0,44	0,46	0,48	0,46	0,45	0,47	0,49	0,47	0,46	0,49	0,51	0,486	0,47	0,49	0,52	0,493	0,49	0,52	0,54	0,516	0,51	0,53	0,56	0,533
4. Tag	0,42	0,44	0,46	0,44	0,45	0,47	0,49	0,47	0,47	0,50	0,52	0,496	0,48	0,50	0,52	0,50	0,50	0,52	0,55	0,523	0,52	0,55	0,57	0,546	0,54	0,56	0,59	0,563
5. Tag	0,42	0,44	0,46	0,44	0,46	0,48	0,50	0,48	0,49	0,51	0,53	0,51	0,50	0,53	0,56	0,53	0,52	0,54	0,57	0,546	0,55	0,57	0,59	0,57	0,56	0,59	0,62	0,59
6. Tag	0,42	0,44	0,46	0,44	0,46	0,48	0,50	0,48	0,50	0,52	0,55	0,523	kränkelnd				0,54	0,56	0,58	0,56	0,56	0,58	0,61	0,583	0,60	0,62	0,65	0,623
7. Tag	0,42	0,44	0,46	0,44	0,46	0,48	0,50	0,48	0,50	0,53	0,56	0,53	—	—	—	—	0,55	0,57	0,59	0,57	0,56	0,59	0,62	0,59	0,61	0,64	0,67	0,64
8. Tag	0,42	0,44	0,46	0,44	0,46	0,48	0,50	0,48	0,50	0,53	0,56	0,53	—	—	—	—	0,55	0,57	0,59	0,57	0,56	0,59	0,62	0,59	0,61	0,64	0,67	0,64
10. Tag	0,40	0,42	0,45	0,423	0,46	0,48	0,51	0,483	0,48	0,51	0,54	0,51	—	—	—	—	0,52	0,54	0,56	0,54	0,53	0,56	0,60	0,563	0,60	0,63	0,66	0,63
12. Tag	0,40	0,42	0,44	0,42	0,46	0,48	0,50	0,48	0,48	0,50	0,52	0,50	—	—	—	—	0,50	0,52	0,54	0,52	0,52	0,55	0,58	0,55	0,60	0,63	0,66	0,63
14. Tag	0,40	0,42	0,44	0,42	0,45	0,47	0,49	0,47	0,48	0,50	0,52	0,50	—	—	—	—	0,50	0,52	0,54	0,52	0,52	0,55	0,58	0,55	0,58	0,61	0,64	0,61

Das Ergebnis ist aus Tabelle LIV und den zugehörigen Kurven X a, b, c ersichtlich. In den niederen Konzentrationen von 0,05 und 0,10 Mol. werden die Maxima am 4. bzw. 5. Tage erreicht, in den höheren Konzentrationen erst am 7. Tage. Bei längerer Versuchsdauer sinkt der osmotische Wert wieder in allen Konzentrationen, so daß nach 14 Tagen die Kurve zwar noch gleichsinnig verläuft, die einzelnen Werte aber durchschnittlich um 0,03—0,04 Mol. unter dem Maximum liegen.



Kurve X a, b, c.

Überraschend hoch stieg der osmotische Wert im Erstlingsversuch mit *Elodea*:

Tabelle LV. **Elodea canadensis.**

Einwirkung 5 Tage.

Kulturflüssigkeit	Konzentration in Mol.	Osmotischer Wert			
		B. basis	B. mitte	B. spitze	Mittel
Aqua destillata	—	0,38	0 40	0.42	0.40
Leitungswasser	—	0.38	0.40	0,42	0 40
Rohrzucker	0 10	0.42	0,44	0,47	0,453
„	0,20	0,45	0.48	0,52	0,483
„	0.30	0,53	0.57	0 62	0,573
„	0 40	0,73	0,75	0,78	0,753

Er erreicht bei der höchsten Konzentration beinahe das Doppelte seines Anfangswertes in Leitungswasser. Der Grund dürfte wohl auf Erkrankung zurückzuführen sein und mit dem früher mehrfach beschriebenen prämortalen Ansteigen zu vergleichen sein.

Daß die Kulturen in Leitungs- und in destilliertem Wasser sich genau gleich verhalten, zeigt, daß das benützte destillierte Wasser keine Giftwirkungen erkennen ließ, wie sie schon mehrfach (vgl. Pringsheim)[1]) infolge des Cu-Gehaltes beobachtet worden sind.

Tabelle LVI enthält endlich noch einige Versuche mit Maispflänzchen, die aus gequollenen Samen in Sägemehl gezogen und nach 4 Wochen in Zuckerlösungen weiterkultiviert wurden. Ich untersuchte die obere und untere Epidermis und die, an die Gefäßbündel angrenzenden Nervenparenchymzellen. Auch hier wurden Pflanzen mit gleichem osmotischem Anfangswert ausgewählt.

Tabelle LVI. **Zea Mays.**

Einwirkung 6 Tage.
Temperatur 18—20°; Zimmerbeleuchtung.

Zuckerkonzentration in Mol.	Osmotischer Wert			
	Ob. Ep.	U. Ep.	Nerven-Par.	Mittel
Aqua destillata	0,26	0,24	0,24	0,246
0,10	0,28	0,27	0 28	0,276
0,20	0,30	0,29	0,34	0,31
0 30	0,32	0,30	0,37	0,33

Die stärkste Zunahme des osmotischen Wertes zeigt das Nervenparenchym, das direkt an die Gefäßbündel angrenzt. Weniger, aber doch deutlich steigen die beiden Epidermen. Wie das Experiment zeigt, gedeihen die Maispflänzchen in einer Zuckerlösung, deren osmotischer Wert den anfänglichen der Pflanzenzellen übersteigt.

VI. Der Einfluß des Windes.

Beobachtungen und Versuche von Meier[2]) und Ursprung und Blum[3]) zeigten, daß auch der Wind den osmotischen Wert erhöht. Meine eigenen Versuche erstrecken sich auf Topfkulturen von *Zea Mays* und *Helianthus annuus*, die ich in gesiebter Gartenerde aus Samen zog.

Bei *Zea Mays* wurden obere und untere Epidermis und das Nervenparenchym in halber Höhe der Blätter geprüft; bei *Helianthus* die Stengel- und Kotyledonenepidermis nebst Stengelrinde.

Der Wind wurde durch einen Ventilator erzeugt mit 1400 Umdrehungen pro Minute. Die Windgeschwindigkeit (mit Anemometer gemessen) betrug ganz nahe beim Ventilator 7—8 m pro Sekunde, was einem mäßig starken Wind gleichkommt; mit der Entfernung vom Ventilator nahm sie ab.

---

[1]) Pringsheim, E., l. c. S. 115.

[2]) Meier, l. c. S. 62.

[3]) Ursprung und Blum, Über den Einfluß der Außenbedingungen auf den osmotischen Wert. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1916. S. 131.)

In den Versuchen LVII—LX wurden 14 Tage alte Maispflänzchen mit gleichem osmotischen Anfangswert in gut durchfeuchteter Gartenerde verschieden starkem Winde ausgesetzt.

Tabelle LVII. **Zea Mays.**
Windgeschwindigkeit 3 m/sec; Luftfeuchtigkeit 40—45 %; Temperatur 18—20°; diffuses Zimmerlicht.

Dauer der Einwirkung	Osmotischer Wert			
	Obere Epidermis	Untere Epidermis	Nerven-Parenchym	Mittel
Beginn	0,26	0,25	0,30	0,27
2 Stunden	0,27	0,26	0 30	0,276
4 "	0 28	0.26	0 30	0 28
6 "	0 28	0 26	0,30	0 28
12 "	0 28	0,27	0.32	0 29
Zunahme	0,02	0,02	0,02	0,02

Die Zunahme wird stärker bei einer Windgeschwindigkeit von 5 m/sec:

Tabelle LVIII. **Zea Mays.**
Windgeschwindigkeit 5 m/sec; Luftfeuchtigkeit 40 %; Temperatur 18—20°; diffuses Zimmerlicht.

Dauer der Einwirkung	Osmotischer Wert			
	Obere Epidermis	Untere Epidermis	Nerven-Parenchym	Mittel
Beginn	0,26	0,25	0,30	0,27
2 Stunden	0.28	0.26	0.30	0,28
4 "	0,29	0 28	0,31	0,293
12 "	0,30	0,28	0,33	0,303
Zunahme	0,04	0,03	0,03	0,033

Noch bedeutender ist die Zunahme bei einer Windgeschwindigkeit von 7—8 m/sec.

Tabelle LIX. **Zea Mays.**
Windgeschwindigkeit 7—8 m/sec; Luftfeuchtigkeit 35—40 %; Temperatur 18—20°.

Dauer der Einwirkung	Osmotischer Wert			
	Obere Epidermis	Untere Epidermis	Nerven-Parenchym	Mittel
Beginn	0.26	0,25	0,30	0.27
6 Stunden	0,30	0,28	0,32	0,30
12 "	0,32	0,31	0,33	0,31
Zunahme	0,06	0,06	0,03	0,05

Die Tabellen zeigen vorerst, daß schon eine kurze Einwirkung des Windes genügt, den osmotischen Wert zum Steigen zu bringen. Die Zunahme wächst mit der Dauer der Einwirkung und der Windgeschwindigkeit.

Zuerst ist die Einwirkung an den Epidermen bemerkbar, erst später und schwächer am Nervenparenchym. Dies zeigt auch die folgende Tabelle, bei welcher die Windeinwirkung bis zum Welken fortgeführt wurde.

Tabelle LX. **Zea Mays.**

Windgeschwindigkeit 7—8 m/sec; Luftfeuchtigkeit 40 %; Temperatur 18—20°.

Dauer der Einwirkung	Osmotischer Wert			
	Obere Epidermis	Untere Epidermis	Nerven-Parenchym	Mittel
Beginn	0,27	0,25	0 30	0,273
15 Stunden	0 33	0,31	0 32	0,32
23 „	0,34	0,32	0,33	0,33
30 „	0 36	0,33	0,35	0,346
Zunahme	0,09	0,08	0,05	0,073

Nach 30 Stunden ist die Pflanze welk; die äußersten Blattspitzen sind dürr.

Es folgen nun 3 Versuche mit 4—5 Wochen alten Keimpflanzen von *Helianthus annuus* und einer Exposition von 9, 12 und 20 Stunden bei 7—8 m/sec. Geschwindigkeit.

Tabelle LXI. **Helianthus annuus.**

Windgeschwindigkeit 7—8 m/sec; Luftfeuchtigkeit 60 %; Temperatur 18—20°.

Dauer der Einwirkung	Osmotischer Wert		
	Stengelepidermis	Stengelrinde	Kotyledonen-epidermis
Beginn	0,25	0,23	0,38
3 Stunden	0,26	0,24	0,41
6 „	0,28	0.25	0,44
9 „	0 30	0,28	Kotyledonen abgestorben

Tabelle LXII. **Helianthus annuus.**

Windgeschwindigkeit 7—8 m/sec; Luftfeuchtigkeit 60 %; Temperatur 18—20°.

Dauer der Einwirkung	Osmotischer Wert			
	Stengel-epidermis	Stengelrinde	Kotyledonen-epidermis	Ep. d. ersten Laubblätter
Beginn	0,22	0.20	0,36	0,30
5 Stunden	0,24	0,22	0,42	0,30
10 „	0,26	0,22	Kotyledonen tot	0,32
12 „	0,28	0,25	—	—

Stengel schwach welk.

Tabelle LXIII. **Helianthus annuus.**
Windgeschwindigkeit 7—8 m/sec; Luftfeuchtigkeit 60 %; Temperatur 18—20°.

Dauer der Einwirkung	Osmotischer Wert		
	Stengelepidermis	Stengelrinde	Kotyledonen-epidermis
Beginn	0,24	0,23	0,37
3 Stunden	0,26	0,23	0,38
6 „	0.28	0,24	0,40
9 „	0,28	0,26	0,43
12 „	0,29	0,27	Kotyledonen ausgetrocknet
15 „	0,31	0,28	—
20 „	0 32	0,30	—

Stengel ganz welk.

Die Wirkung des Windes nimmt auch hier, wie zu erwarten, mit der Expositionsdauer bedeutend zu.

Sie hängt aber außerdem stark von der Bodenfeuchtigkeit ab. Bereits Meier[1]) wies nach, daß Wasserkulturen z. B. von *Veronica beccabunga* dem Winde ausgesetzt, nach 10 Tagen keine oder nur eine schwache Zunahme des osmotischen Wertes zeigten.

Dasselbe finde ich auch für eine Wasserkultur von *Zea Mays*, auf welche während 50 Stunden ununterbrochen ein Wind von 7—8 m/sec. Geschwindigkeit einwirkte. Die Zunahme ist minim, die Pflanze war noch frisch, während die Topfkultur nach 30 Stunden welk war.

Tabelle LXIV. **Zea Mays:** Wasserkultur.
Windgeschwindigkeit 7—8 m/sec; Luftfeuchtigkeit 50—55 %; Temperatur 18—20°.

Dauer der Einwirkung	Osmotischer Wert			
	Obere Epidermis	Untere Epidermis	Nerven-Parenchym	Mittel
Beginn	0,25	0,24	0.25	0,246
10 Stunden	0,25	0.24	0,25	0,246
20 „	0,25	0 24	0 25	0,246
30 „	0,26	0,24	0,26	0,253
40 „	0,26	0,24	0,26	0,253
50 „	0,26	0,24	0.26	0,253

Im Versuch LXV wurden Topfkulturen mit verschiedenen Mengen Wasser begossen.

Tabelle LXV. **Zea Mays.** Windgeschwindigkeit 7—8 m/sec.

Dauer der Einwirkung	Täglich 30 ccm Wasser				Täglich 120 ccm Wasser			
	Ob.Ep.	U. Ep.	Nerv.-Par.	Mittel	Ob.Ep.	U. Ep.	Nerv.-Par.	Mittel
Beginn	0,29	0 28	0,30	0,29	0.26	0,25	0,27	0,26
6 Stunden	0 32	0,31	0,33	0,32	0,27	0,26	0,28	0,27
Zunahme	0,03	0 03	0,03	0,03	0,01	0,01	0.01	0,01

Ähnliche Resultate ergaben die Windversuche bei Kultur in verschieden konzentrierten Zuckerlösungen.

[1]) Meier, l. c. p. 63.

Tabelle LXVI. **Zea Mays.** Kulturen in Zuckerlösungen.

Windgeschwindigkeit 7—8 $\frac{m}{sec.}$

Rohrzuckerkonzentration in Mol.	0,05				0,10				0,20				0,30				0,35			
Dauer der Einwirkung	Ob. Ep.	U. Ep.	N. P.	Mittel	Ob. Ep.	U. Ep.	N. P.	Mittel	Ob. Ep.	U. Ep.	N. P.	Mittel	Ob. Ep.	U. Ep.	N. P.	Mittel	Ob. Ep.	U. Ep.	N. P.	Mittel
Beginn	0,26	0,24	0,25	0,25	0.30	0,29	0.30	0,296	0,31	0,30	0,32	0,31	0,32	0,30	0,33	0 316	0 33	0,31	0,34	0 326
10 Stunden	0,26	0,24	0,26	0,253	0,31	0,30	0,32	0,31	0,34	0,34	0,35	0,343	welk				welk			
20 „	0,26	0,25	0,26	0,256	0,33	0,31	0,32	0,32	welk				.	.	.	.	.	.	.	.
40 „	0,28	0,27	0,27	0,273	welk				.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

Je höher die Konzentration des Substrates, um so höher ist der osmotische Wert, um so eher erfolgt aber auch Welken.

Zusammenfassung.

Einfluß der Temperatur. Der osmotische Wert steigt mit sinkender Temperatur und sinkt mit steigender Temperatur; osmotische Kurve und Temperaturkurve verlaufen also entgegengesetzt. Erst bei extrem hohen Temperaturgraden tritt in den meisten Fällen wieder eine Erhöhung des osmotischen Wertes ein (prämortale Steigerung); dann findet die stärkste Abnahme vor dem prämortalen Ansteigen statt. *Cytisus sagittalis* macht insofern eine Ausnahme, als hier das Minimum schon bei 19—20° liegt, so daß der aufsteigende Kurvenast zu besserer Entwicklung gelangt.

Einfluß der Lichtintensität. Der osmotische Wert steigt in Sonnenlicht und künstlichem Licht an. Bei letzterem nimmt die Reaktion mit der Entfernung von der Lampe ab. Bei Verdunkelung nimmt der osmotische Wert bis zu einem Minimum ab, um dann abwechselnd mit schwacher Amplitude zu steigen und zu fallen. Bei *Elodea* sinkt der osmotische Wert auch bei totalem Aushungern nicht unter 0,26—27 Mol. Rohrzucker.

Die Pflanze reagiert auch auf geringe Beleuchtungsdifferenzen. Soweit die Prüfung reicht, deutet sie auf die Möglichkeit einer Gesetzmäßigkeit zwischen Lichtintensität und osmotischem Werte hin, die durch weitere Versuche sicherzustellen ist.

Einfluß der Wellenlänge des Lichtes. Bei gleicher Intensität wirkt Rot (C) stärker als Grün (Tl) und dieses wieder stärker als Blau (h).

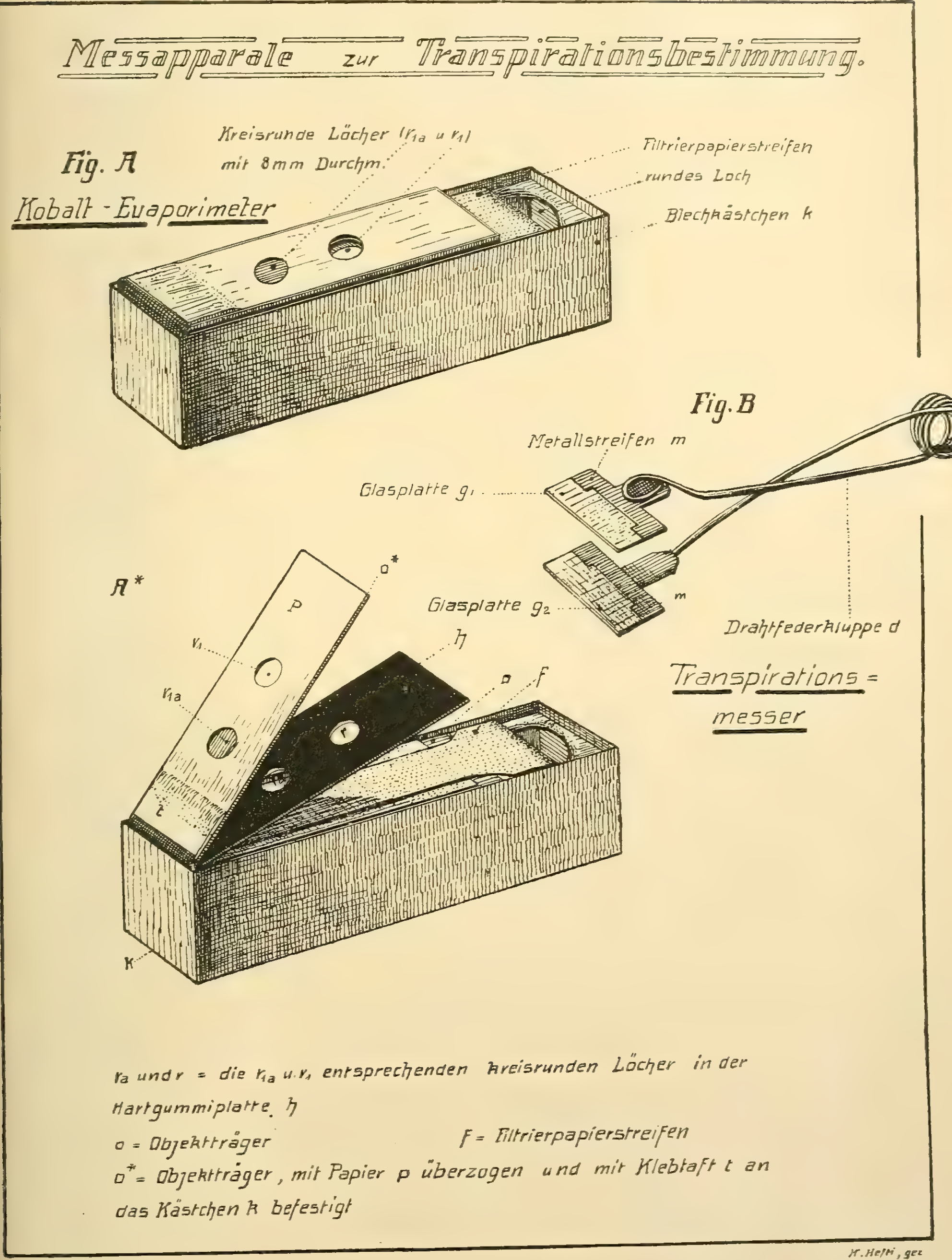
Einfluß der Luft- und Bodenfeuchtigkeit. Der osmotische Wert steigt, wenn Luft- und Bodenfeuchtigkeit abnehmen; er ändert sich aber wenig, wenn der Boden stark feucht ist und vor Austrocknen geschützt wird. Lufttrockenheit bewirkt erst dann ein erhebliches Steigen, wenn die Bodenfeuchtigkeit gering geworden ist. Der osmotische Wert steigt mit abnehmender Bodenfeuchtigkeit und umgekehrt.

Einfluß der Konzentration der Kulturflüssigkeit. Der osmotische Wert steigt mit der Konzentration der Außenlösung. Die Dauer der Einwirkung muß berücksichtigt werden; auf das nach bestimmter Zeit auftretende Maximum folgt wieder ein schwaches Fallen. Maispflanzen gedeihen auch in Zuckerlösung, deren osmotischer Wert den anfänglichen der Pflanzenzellen übersteigt.

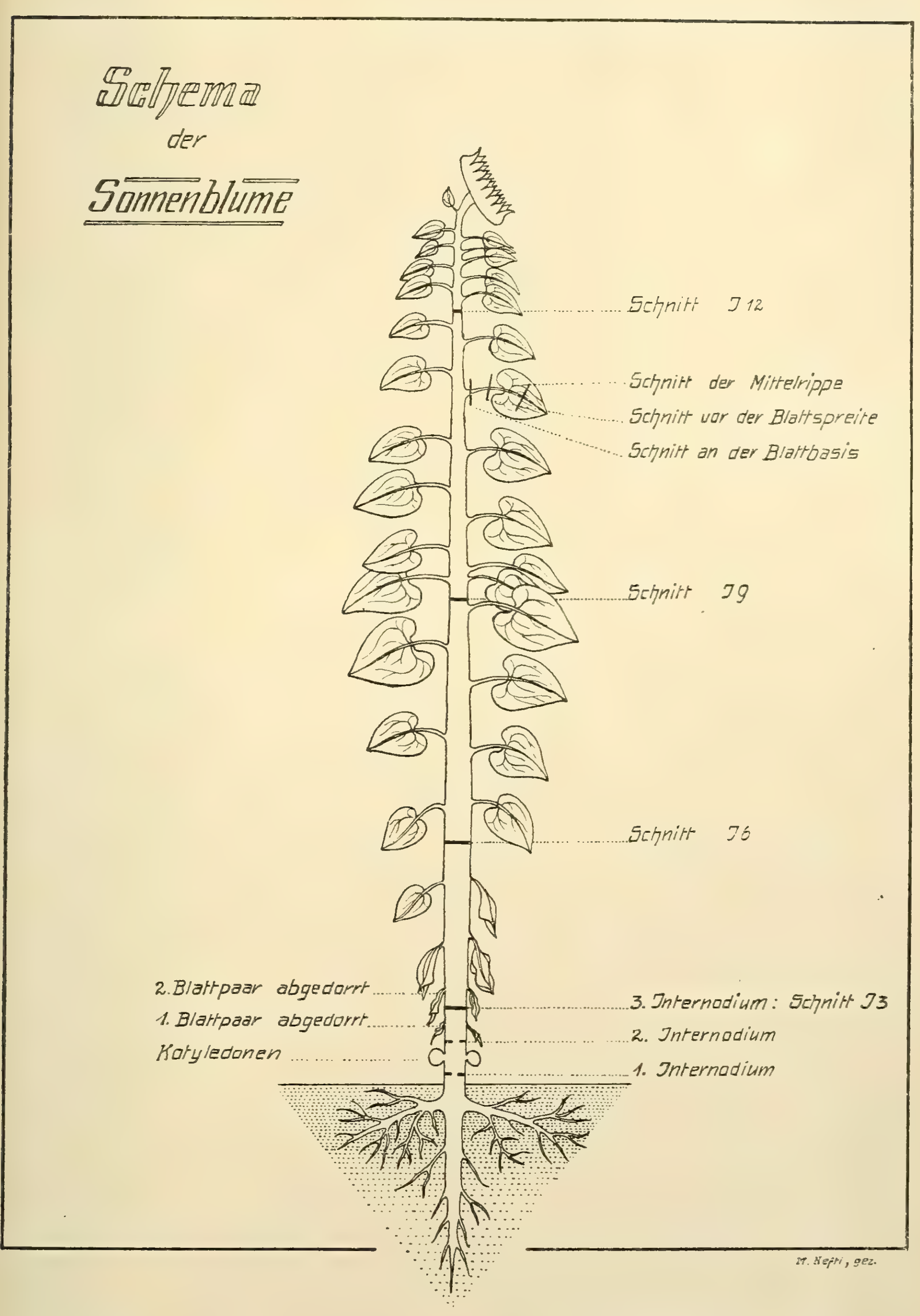
Einfluß des Windes. Der osmotische Wert steigt bei Wind um so höher, je größer seine Geschwindigkeit ist und je länger er einwirkt. Die Wirkung des Windes hängt außerdem stark von der Bodenfeuchtigkeit ab; so erhöhte eine Wasserkultur von *Zea Mays* ihren osmotischen Wert nach 50 Stunden Expositionsdauer in einem Windstrom von 7—8 m/sec. nur minimal.

Bei gesunden Zellen wurde aus der Grenzkonzentration auf einen entsprechenden osmotischen Wert geschlossen. Auf krankhafte Veränderungen, soweit sie durch Deplasmolyse, Zentrifugieren oder mikroskopische Betrachtung leicht erkennbar waren, wurde stets hingewiesen. Inwieweit die Schwankungen des osmotischen Wertes in jedem Einzelfalle auf Regulationen, Exosmose, Endosmose usw. beruhen, habe ich nicht geprüft.




Messapparate zur Transpirationsbestimmung.
Fig. A
Kobalt-Evaporimeter
Kreisrunde Löcher (r_{1a} u r_1) mit 8 mm Durchm.
Filtrierpapierstreifen
rundes Loch
Blechkästchen k
Fig. B
Metallstreifen m
Glasplatte g_1
Glasplatte g_2
m
Drahtfederkluppe d
Transpirations=messer
A*
o^*
p
h
r_1
r_{1a}
o
f
t
k
r_a und r = die r_{1a} u. r_1 entsprechenden kreisrunden Löcher in der Hartgummiplatte h
o = Objektträger
f = Filtrierpapierstreifen
o^* = Objektträger, mit Papier p überzogen und mit Klebtaft t an das Kästchen k befestigt
H. Hefti, gez.

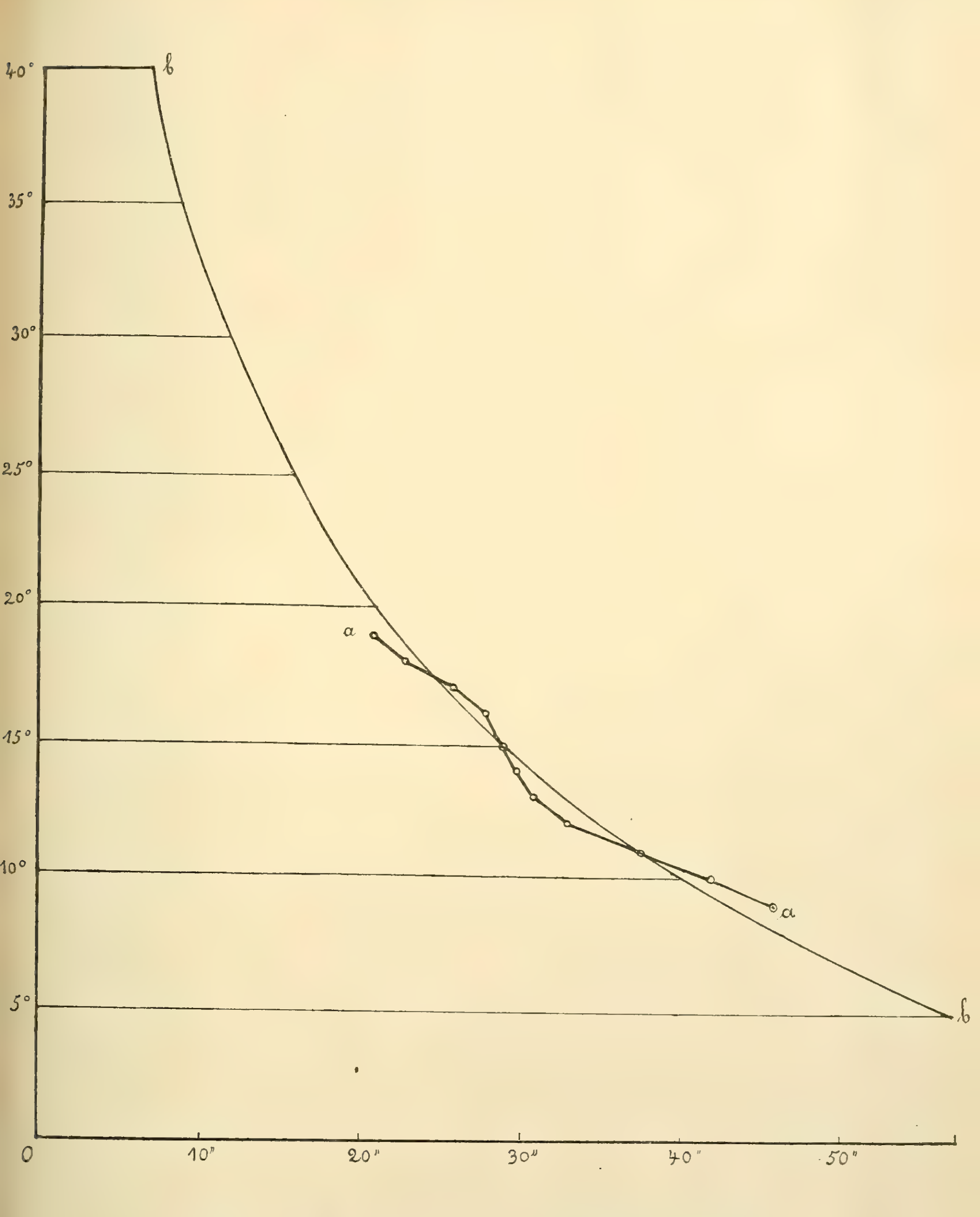




M. Kefti, gez.

Eduard Rübel. Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.





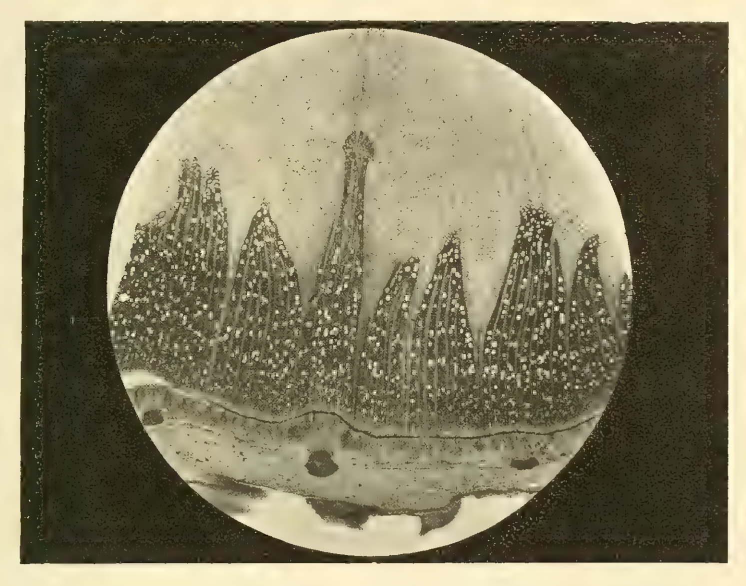
Verhältnis der Temperatur zur Verdunstungsgeschwindigkeit.
Nach der Kobaltmethode bestimmt.

a—a empirisch bestimmt.
b—b nach der Dampfspannungstabelle berechnet.



I. Normale Pflanze.

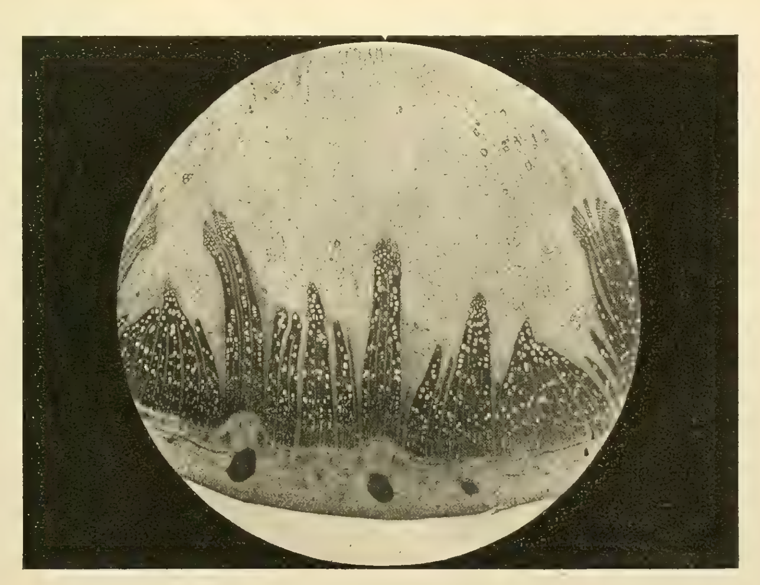
Nr. 436.



Phot. 1.

Internodium 3 bei 12 cm Höhe.

Deutliche zonale Anordnung der Gefäße; die kleinsten an der Peripherie.



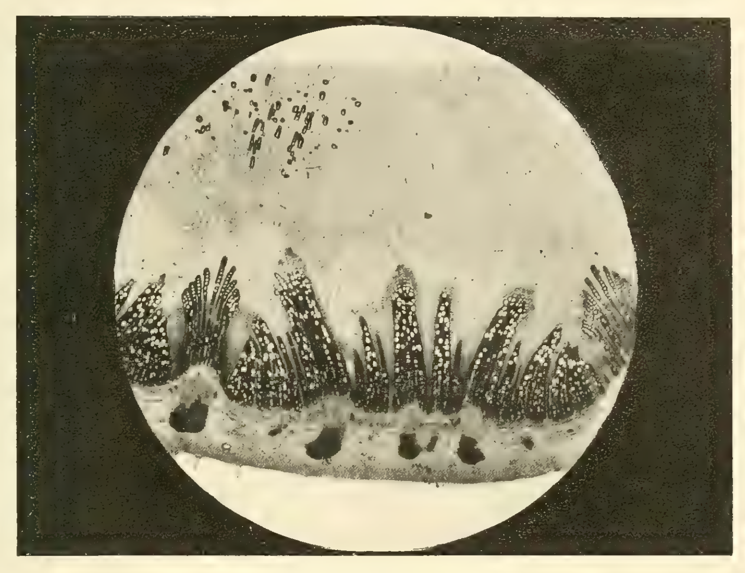
Phot. 2.

Internodium 6 bei 38 cm Höhe.



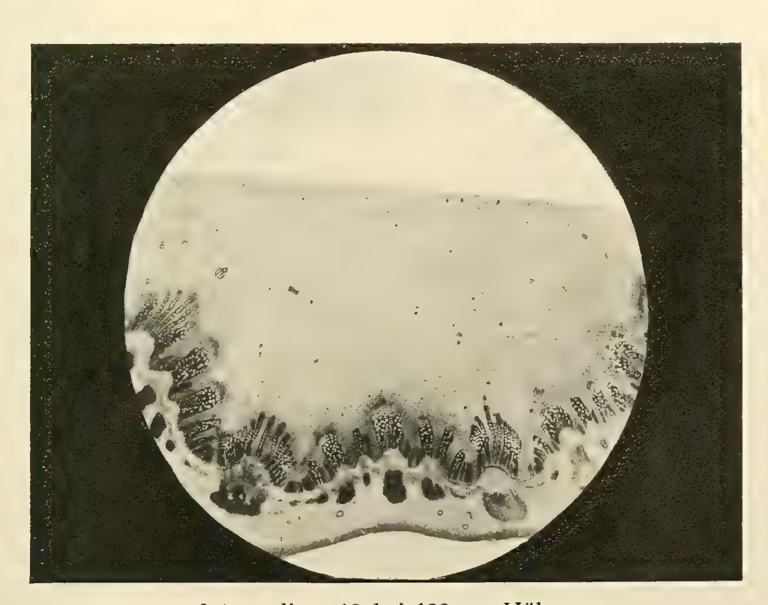
I. Normale Pflanze.

Nr. 436.



Phot. 3.

Internodium 9 bei 71 cm Höhe.
Größte Gefäße in der oberen Hälfte der Bündel (gegen Innen).



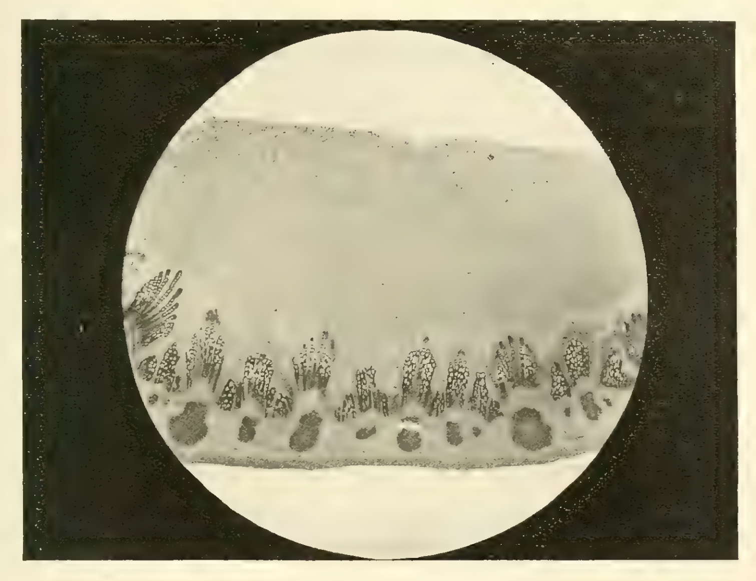
Phot. 4.

Internodium 12 bei 128 cm Höhe.
Größte Gefäße gegen die Mitte der Bündel; die breiten Blattspurbündel deutlich differenziert.



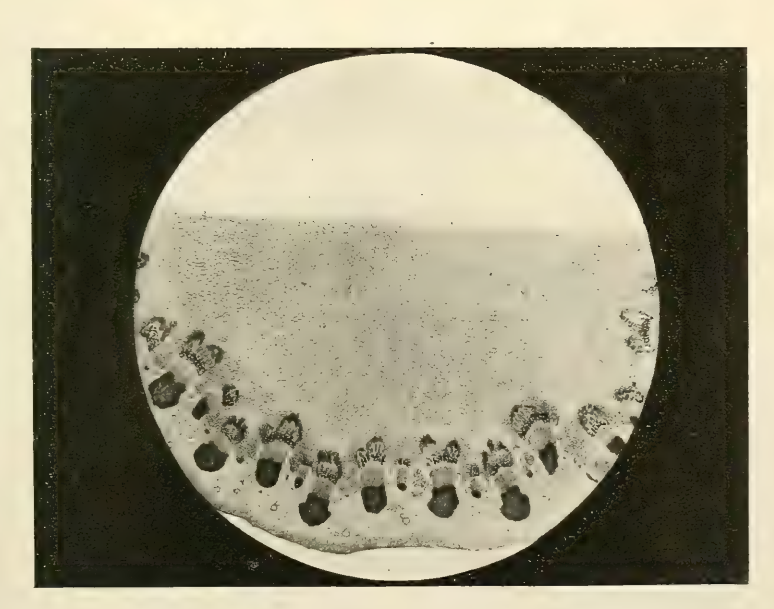
I. Normale Pflanze.

Nr. 436.



Phot. 5.

Internodium 15 bei 168 cm Höhe.



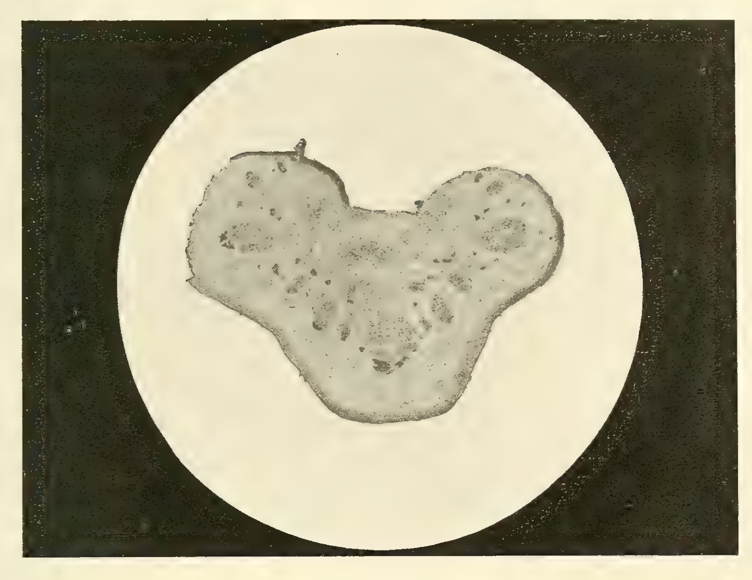
Phot. 6.

Internodium 18 bei 200 cm Höhe.
Größte Gefäße in der unteren (peripherischen) Hälfte der Bündel.
Blattspurbündel schwach differenziert. Bast mächtig entwickelt.



I. Normale Pflanze.

Nr. 436.



Phot. 7.

Blattstiel zu Internodium 9.
Schnitt durch den Stiel am Grunde der Blattspreite.



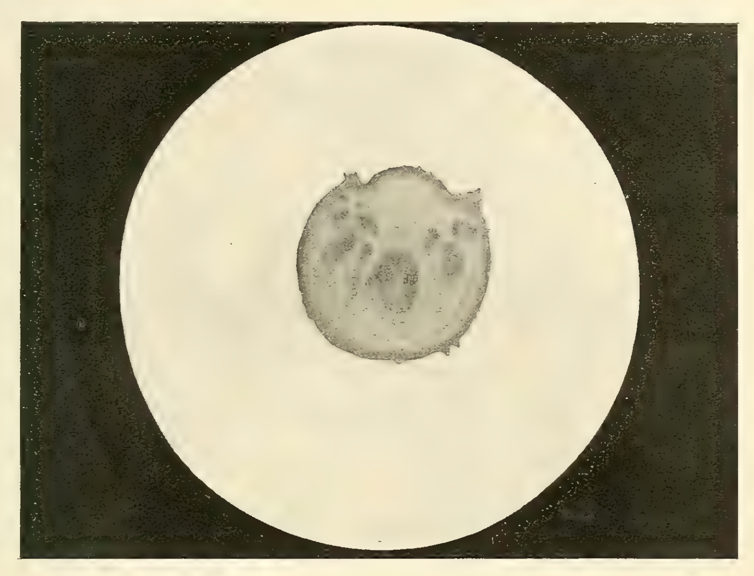
Phot. 8.

Blattstiel zu Internodium 9.
Schnitt an der Stielbasis.



I. Normale Pflanze.

Nr. 436.



Phot. 9.

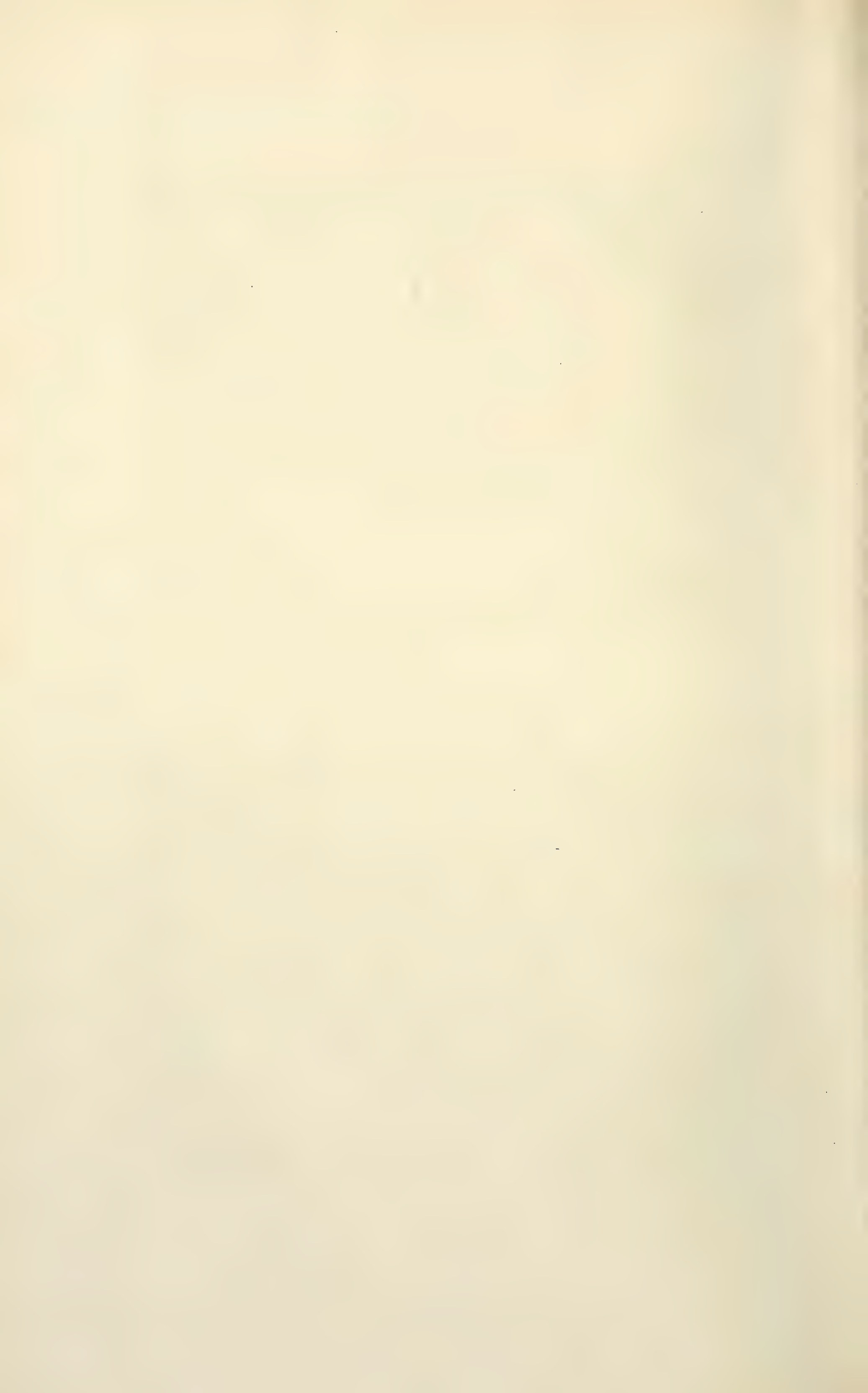
Schnitt durch den Hauptnerv des Blattes bei Internodium 9.



Phot. 10.

Blattstiel zu Internodium 18.

Schnitt durch die Stielmitte.



II. Schattenpflanze.

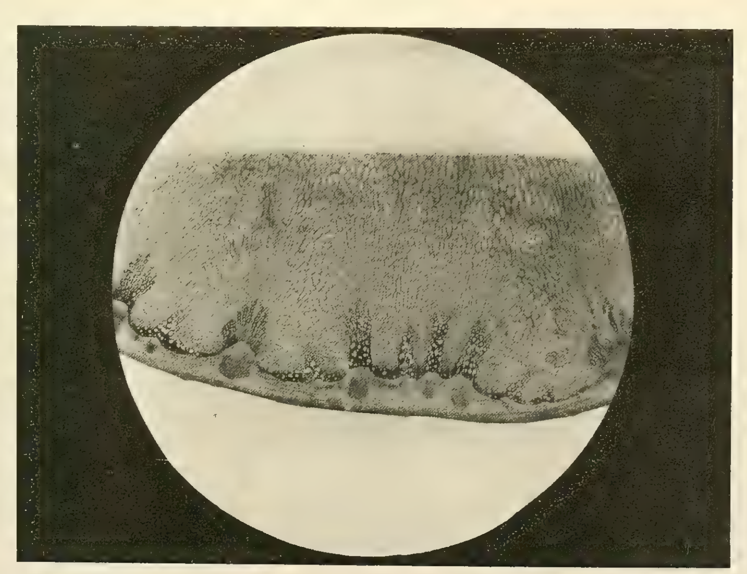
Nr. 425.



Phot. 11.

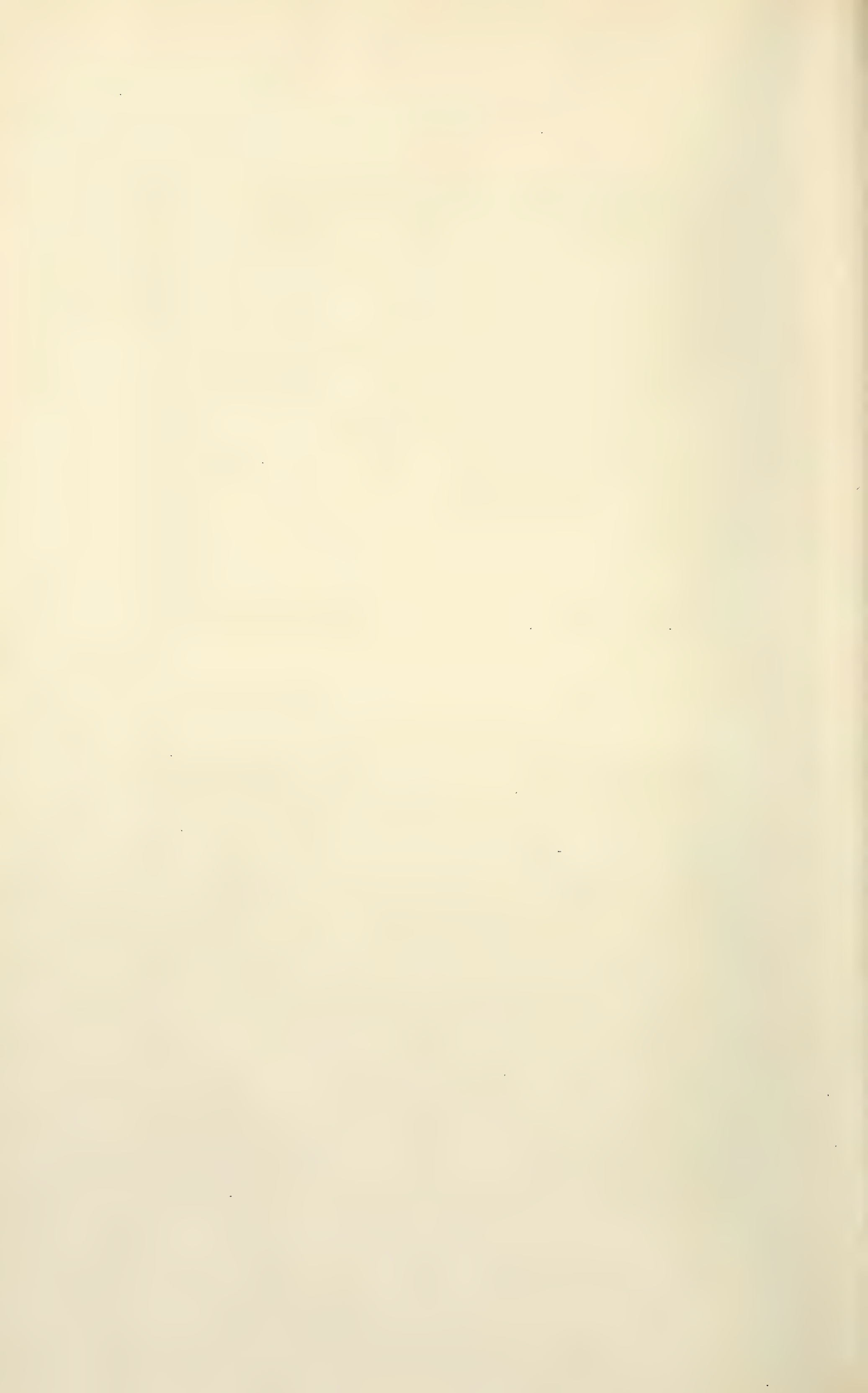
Internodium 3 bei 12 cm Höhe.

Größte Gefäße gleichmäßiger verteilt, Zonation weniger ausgeprägt als bei der normalen Pflanze.



Phot. 12.

Internodium 6 bei 44 cm Höhe.



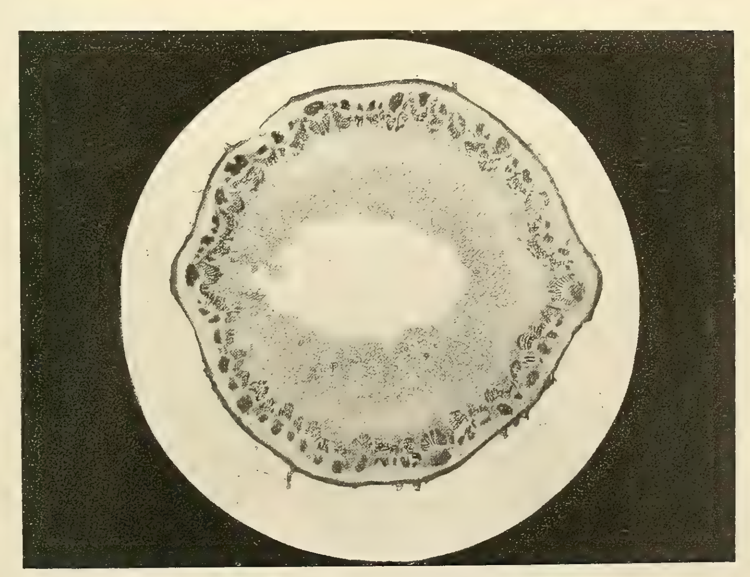
II. Schattenpflanze.

Nr. 425.



Phot. 13.

Internodium 9 bei 144 cm Höhe.
Stengel hohl.



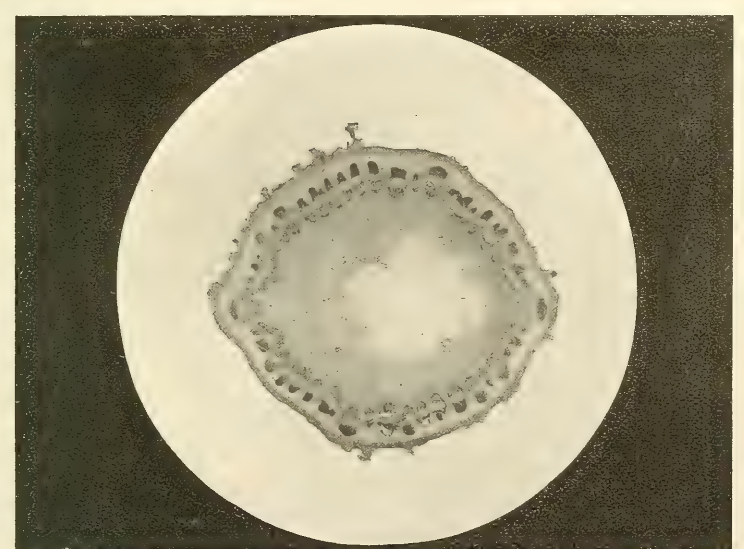
Phot. 14.

Internodium 12 bei 198 cm Höhe.



II. Schattenpflanze.

Nr. 425.



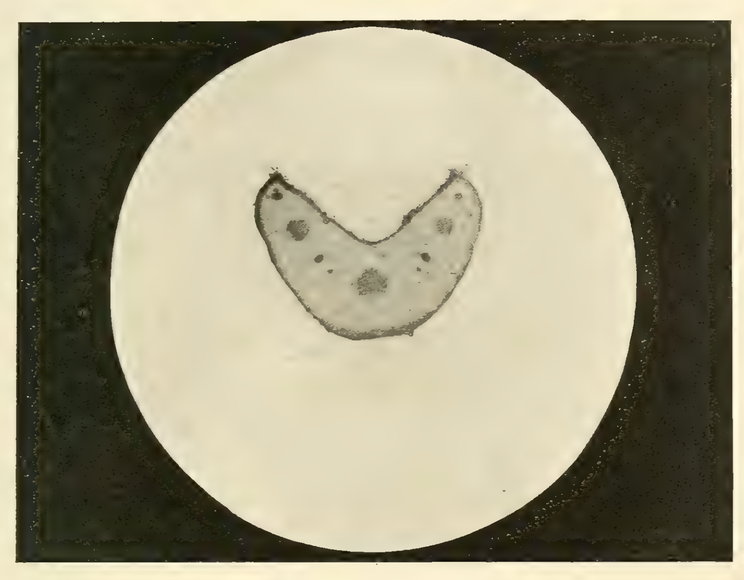
Phot. 15.

Internodium 15 bei 225 cm Höhe.



II. Schattenpflanze.

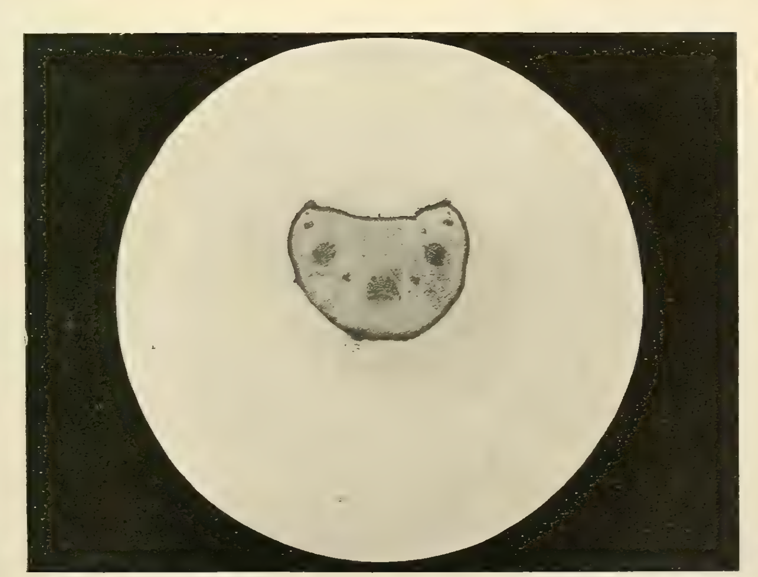
Nr. 425.



Phot. 16.

Blattstiel zu Internodium 9.

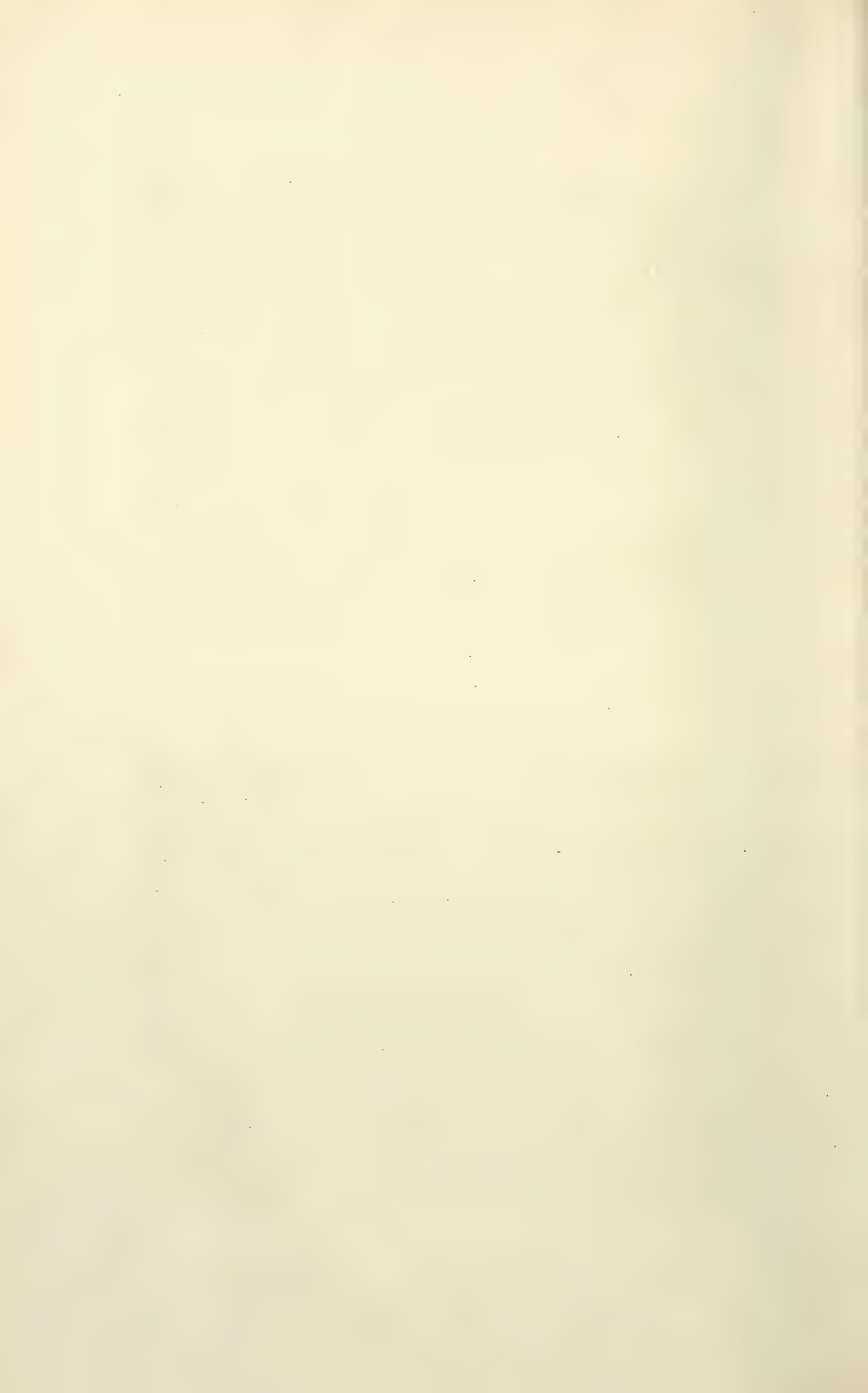
Schnitt durch den Stiel am Grunde der Blattspreite.



Phot. 17.

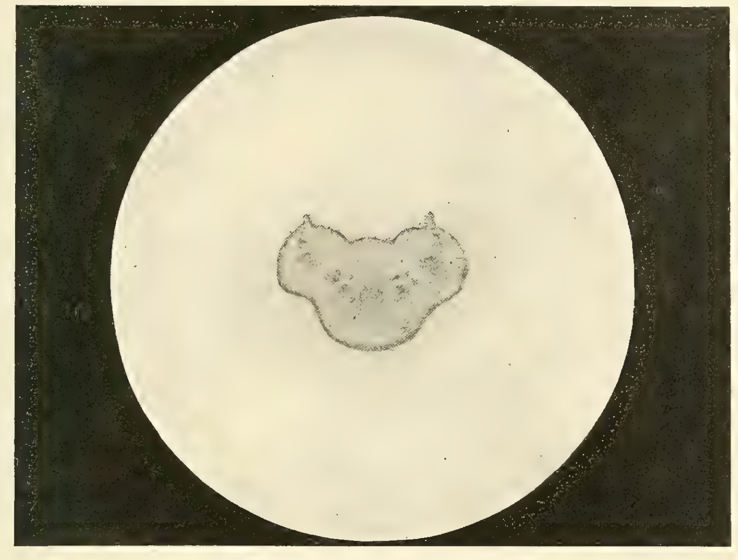
Blattstiel zu Internodium 9.

Schnitt an der Stielbasis.



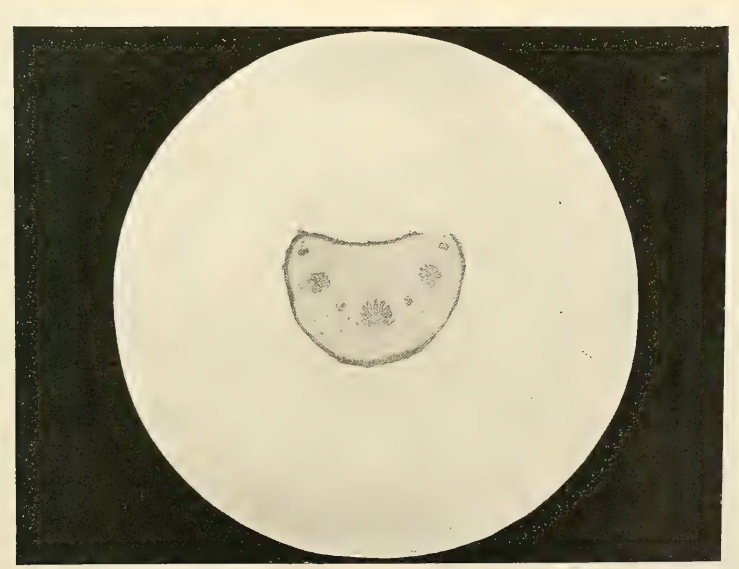
II. Schattenpflanze.

Nr. 425.



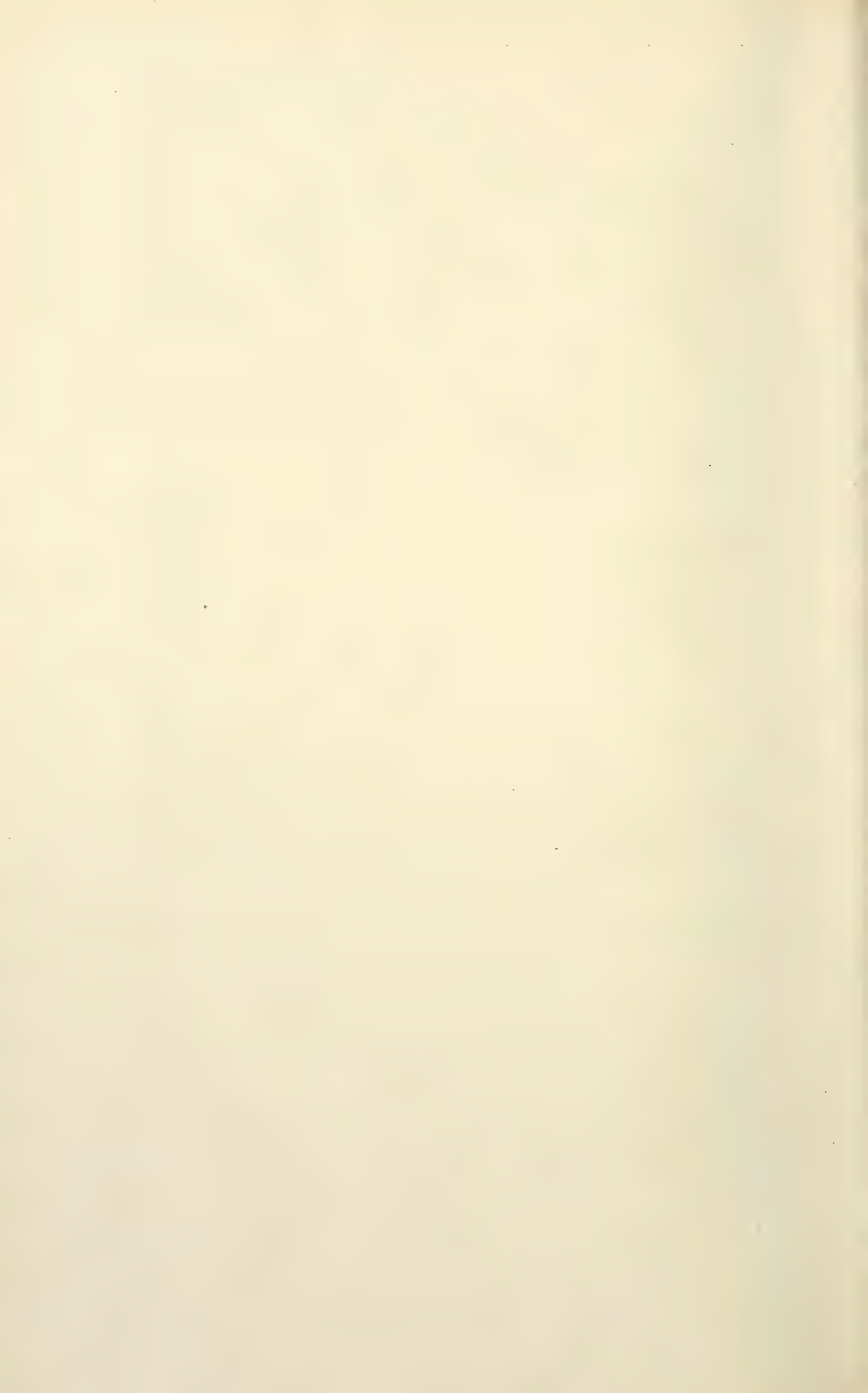
Phot. 18.

Blattstiel zu Internodium 12.
Schnitt durch den Stiel am Grunde der Blattspreite.



Phot. 19.

Blattstiel zu Internodium 12.
Schnitt an der Stielbasis.



II. Schattenpflanze.

Nr. 425.



Phot. 20.

Blattstiel zu Internodium 15.

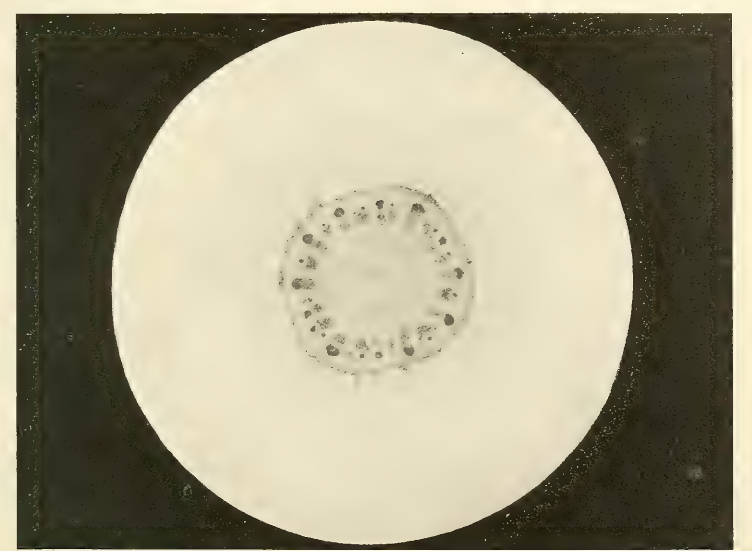
Schnitt durch die Stielmitte.



III. Mit Kochsalzlösung getränkte Pflanze.

Nr. 203.

Alter 78 Tage.



Phot. 21.

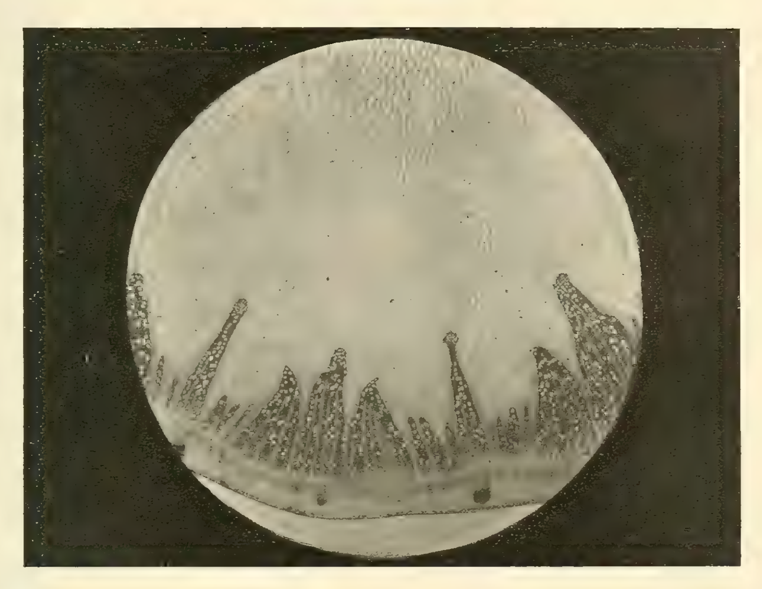
Internodium 3 bei 10 cm Höhe.

Gefäßbündel klein (max. Durchmesser der Gefäße 0,040 mm).



IV. Normale Vergleichspflanzen.

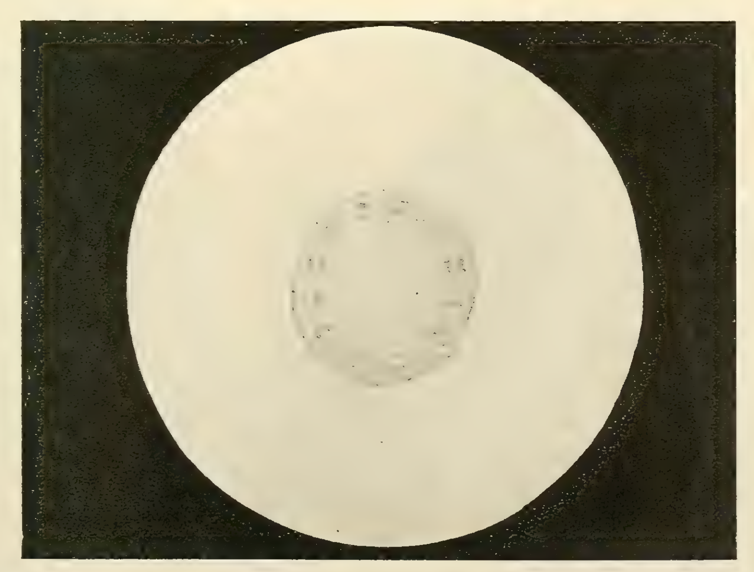
Nr. 28. Alter 70 Tage.



Phot. 22.

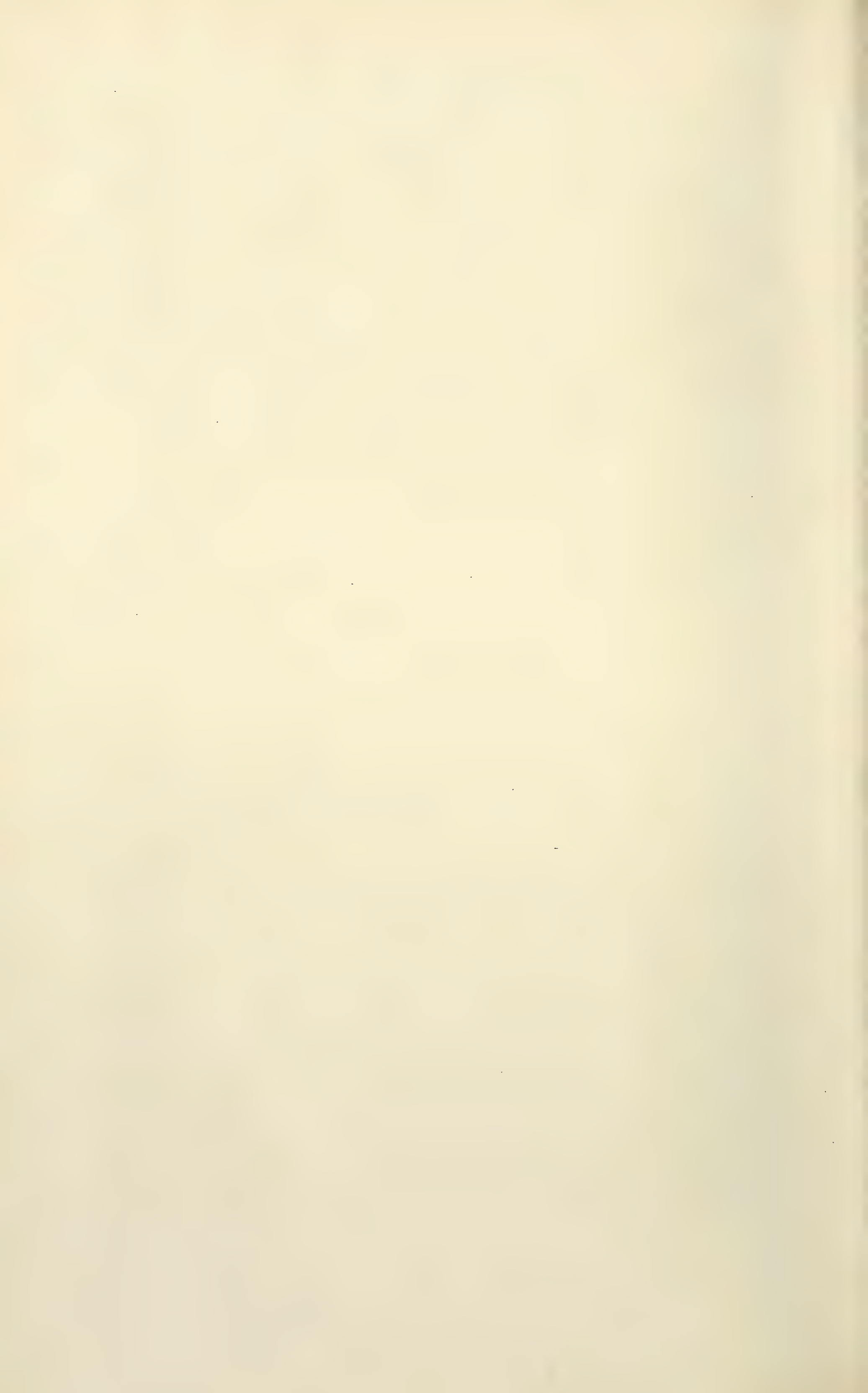
Internodium 3 einer gleichaltrigen normalen Pflanze bei 21 cm Höhe.
Stengel kräftiger, Gefäßbündelring geschlossen, Gefäße größer als bei der Salzpflanze (max. Durchmesser 0,124 mm).

Nr. 1. Alter 23 Tage.



Phot. 23.

Internodium 1 bei c. 10 cm Höhe.
Jugendstadium der normalen Pflanze, dessen Größenverhältnisse der erwachsenen Salzpflanze entsprechen.



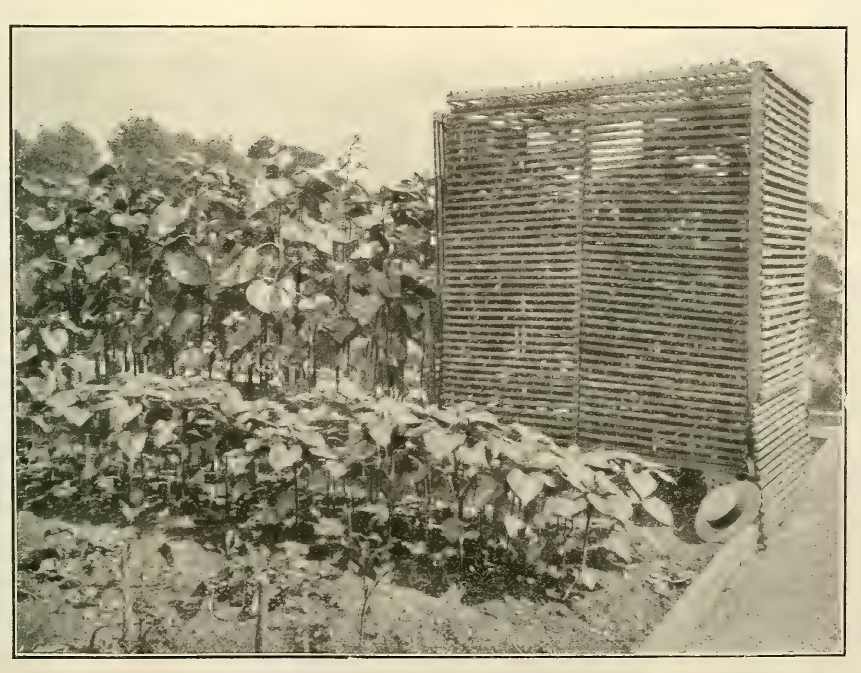
Phot. 24.



Normale Pflanzen.

Kultur auf der Terrasse des pflanzenphysiologischen Instituts der E. T. H.

Phot. 25.



Schattenpflanzen im grünen Lattenverschlag.



Phot. 26.



Normale Pflanzen.

Kultur im Garten des pflanzenphysiologischen Instituts der E. T. H.

Phot. 27.



Helianthus - Riesenexemplare.





Phot. 28.

Topfkulturen.

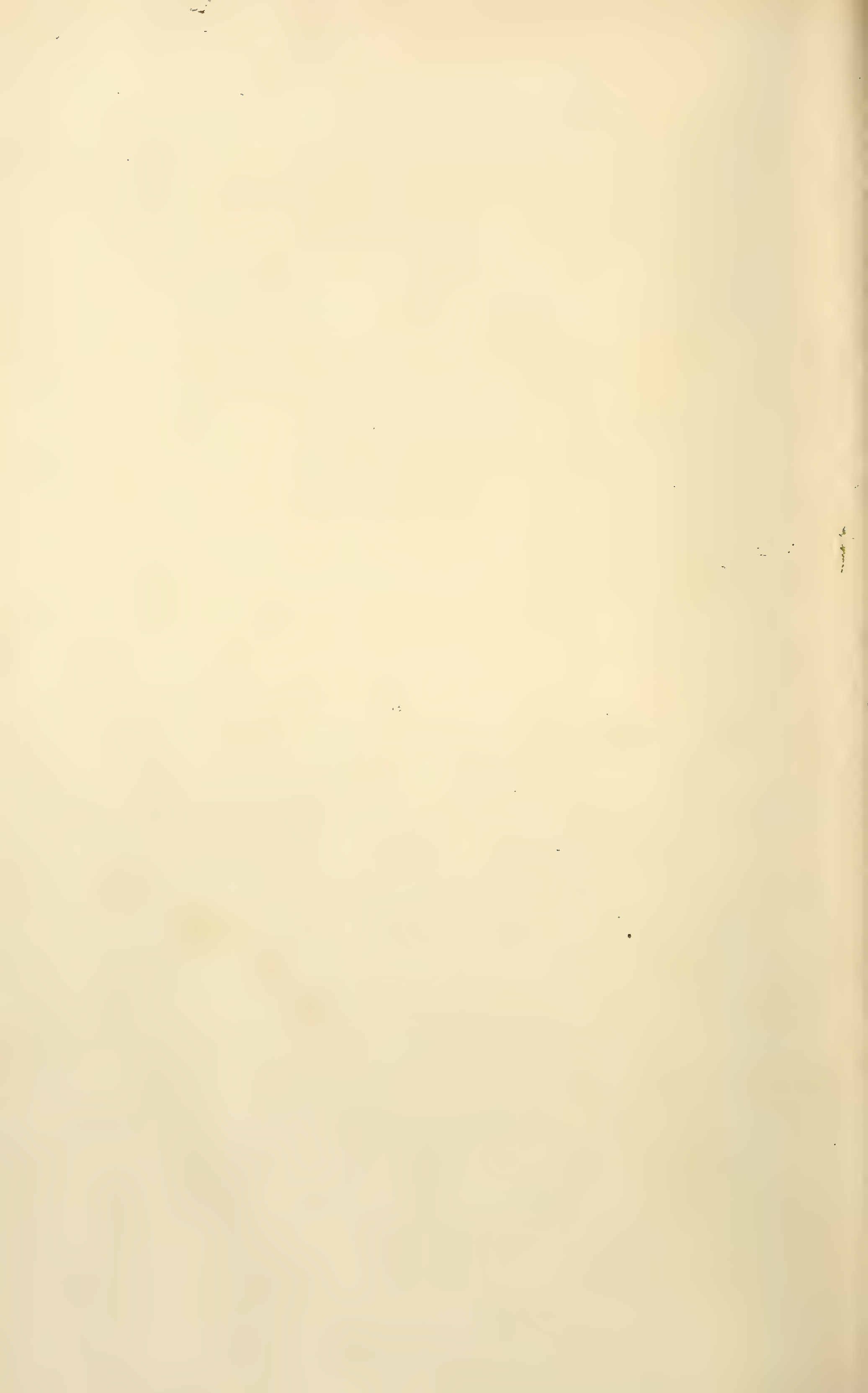
Im Vordergrund große Töpfe, links Salzpflanzen, rechts normale Topfpflanzen. Hintergrund normale Freilandpflanzen.



Phot. 29.

Nr. 202.

Relativ kräftige, mit Kochsalzlösung getränkte Pflanze am Aufblühen.



Beihefte

zum

Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Geh. Regierungsrat Prof. Dr. O. Uhlworm
in Bamberg.

Band XXXVII.

Erste Abteilung:

Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Heft 2.

1920
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.

Ausgegeben am 20. September 1920.

Inhalt.

Die Beiträge erscheinen in zwangloser Folge. Jeder Band umfaßt 3 Hefte. Preis des Bandes **M. 40.—.**

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage C. Heinrich, Dresden-N.

Zusendungen von Manuskripten und Anfragen redaktioneller Art werden unter der Adresse: Geh. Regierungsrat Professor Dr. O. Uhlworm, Bamberg, Schützenstraße 22, I., mit der Aufschrift „Für die Redaktion der Beihefte zum Botanischen Centralblatt" erbeten.

Über die Verteilung der Geschlechtsorgane bei den Bryophyten.

Von

Dr. G. Schellenberg, Kiel.

Mit 3 Abbildungen im Text.

Die Verteilung der männlichen und weiblichen Organe an den Gametophyten der Bryophyten ist schon gleichzeitig mit deren Erkenntnis als solche als eine gesetzmäßige oder doch nur in ganz bestimmter Weise schwankende erkannt worden. Schon HEDWIG hat in seinem Fundamentum Historiae Muscorum im Jahre 1782 die Geschlechtsorgane der Moose eindeutig als solche erkannt und für die von ihm beobachteten verschiedenen Arten ihrer Verteilung an den Gametophyten die Bezeichnungen monözisch, diözisch und hermaphroditisch angewandt, und nach seinem Vorgang beschreiben die Väter der Bryologie ihre Arten ebenfalls als diözisch, monözisch oder hermaphroditisch, je nachdem sich die Antheridien und Archegonien auf verschiedenen Pflanzen, getrennt auf der gleichen Pflanze oder gar zu einer „Blüte"[1]) vereint auf einer Pflanze vorfinden.

Mit der fortschreitenden Erkenntnis und dem Auffinden neuer Arten zeigte es sich, daß HEDWIGs Einteilung der Verteilung der Geschlechtsorgane an der Moospflanze nicht die einzelnen Arten der vorkommenden Verteilung dieser Organe bei den Bryophyten vollständig erfaßt. Die Verteilungsart der Geschlechtsorgane stellte sich als viel komplizierter heraus, und da sie sich immer

[1]) Man findet zuweilen auch heute noch in bryologischen Werken die Bezeichnung „Blüte" für die Geschlechtsstände der Moose, und entsprechend die Ausdrücke „Blütenstand" oder „Infloreszenz". Es ist schon oft betont worden, daß wir bei den Bryophyten so wenig wie bei den meisten übrigen Kryptogamen von Blüten zu reden berechtigt sind. Eine Blüte ist immer eine Ansammlung von Sporophyllen und nicht eine solche von Geschlechtsorganen; die Blüte ist der reproduktive Sproß der diploiden Generation, des Sporophyten, und nicht jener der haploiden Generation, des Gametophyten. Daher werden in der vorliegenden Arbeit die Ausdrücke „Blüte", „Blütenstand" und „Infloreszenz" nur bei Zitaten angewandt werden. An ihrer Stelle wird die Bezeichnung Geschlechtsstand oder Gametangium zur Anwendung gelangen.

mehr als von großer Wichtigkeit für die Umgrenzung der einzelnen Arten erwies, machte sich das Bedürfnis nach einer genaueren Einteilung bald geltend.

Es gebührt S. O. LINDBERG (20, pag. 93) das Verdienst, als erster eingehender die Stellungsverhältnisse der Geschlechtsorgane der Bryophyten klargelegt und eine Einteilung der einschlägigen Verhältnisse gegeben zu haben, die bis auf unsere Tage ziemlich unverändert in den neueren Florenwerken Eingang gefunden hat und daher hier nochmals wiedergegeben werden soll.

LINDBERG unterschied folgende Arten der Geschlechterverteilung:

1. synözisch: Die Antheridien sind den Archegonien innerhalb der inneren Brakteen beigemischt.

2. parözisch: Die Archegonien stehen allein am Gipfel des Sprosses, umgeben von eigenen Brakteen; die Antheridien stehen nackt am Stamme, oder in den Achseln unterer Brakteen einzeln oder zu mehreren beisammen.

3. autözisch: Antheridien und Archegonien stehen getrennt auf besonderen Sproßachsen des Individuums.

4. heterözisch: Die Geschlechterverteilung ist nicht konstant, sondern es treten verschiedene Kombinationen der Fälle 1—3 auf. Die Pflanzen sind also entweder synözisch und parözisch oder synözisch und autözisch oder parözisch und autözisch oder endlich synözisch, parözisch und autözisch.

5. diözisch: Antheridien und Archegonien finden sich auf getrennten Gametophyten.

6. polyözisch: Die betreffende Art ist teils diözisch, teils synözisch, oder parözisch, oder autözisch, oder heterözisch in den unter 4. genannten verschiedenen Kombinationen.

In einer Anmerkung unterschied LINDBERG weiter drei Formen des autözischen Geschlechtsstandes, die, wie er einschränkend bemerkte, „ne peuvent point pourtant être séparées par des limites précises“, nämlich:

a) cladautözisch: Antheridien auf eigenen Zweigen der betreffenden Pflanze.

b) goniautözisch: Antheridienstand in einer Achsel des weiblichen Sprosses.

c) rhizautözisch: männlicher Sproß sehr zart, manchmal lediglich aus dem Geschlechtsstand bestehend, mit dem weiblichen Sproß durch ausdauerndes Protonema verbunden.

Außerdem unterschied LINDBERG hier noch eine pseudautözische Verteilungsart der Geschlechtsorgane, worunter

er jene Fälle verstand, in denen die primär niemals (oder doch seltener) ausgebildete männliche Pflanze ersetzt wird durch sekundäre männliche Gametophyten, die sich auf der weiblichen Pflanze entwickeln. Es sind dies jene Fälle, die in der Bryologia Europaea von SCHIMPER als pseudomonözisch bezeichnet werden.

LINDBERG betont eigens die systematische Wichtigkeit der Verteilungsverhältnisse der Geschlechtsorgane bei den Bryophyten, indem er zu seiner Einteilung bemerkt: „Il est très important de connaître le groupement réciproque des deux espèces d'organes sexuels. C'est très indispensable dans la détermination des espèces voisines, surtout parceque l'on a observé que les combinaisons différentes sont, en général, très constantes."

Diese hohe systematische Wertschätzung der Verteilungsart der Geschlechtsorgane bei den Laubmoosen ist in neuerer Zeit von LOESKE (22, pag. 208) heftig angegriffen worden, der sich folgendermaßen ausläßt: „Die große Beachtung, deren sich der Blütenstand von jeher in der Bryologie zu erfreuen hatte, verdankt er dem Umstande, daß die sogenannten Blüten der Moose schon jenseits des vegetativen Mooskörpers stehen und als „Fortpflanzungsorgane" oder wenigstens als deren Hüllen erhöhten Respekt beanspruchten. Ich bin respektlos genug, zu behaupten, daß die Feststellung des Blütenstandes allerdings unentbehrlich ist zur Feststellung — des Blütenstandes. Nicht der Art! Wenn ein Autor früher (oder bisweilen noch jetzt) zwischen zwei Arten sonst gar nichts Unterscheidendes anzugeben wußte, so hielt er die Arten doch für geborgen, wenn er sich mit ihnen auf die Rettungsinsel der verschiedenen Infloreszenzen flüchten konnte. Nun hat jeder Blütenstand selbstverständlich in entwicklungsgeschichtlicher, morphologischer und biologischer Hinsicht immer seine Bedeutung. Aber zwei Arten, die nur durch die Infloreszenz voneinander abweichen, sind eben eine Art mit schwankendem Blütenstande!"

Ich bin völlig eins mit LOESKE in der Ablehnung der allzu großen Wertschätzung des Geschlechtsstandes bezüglich der Verteilung der Geschlechtsorgane in systematisch-diagnostischer Hinsicht. Eine Art auf ein einziges Merkmal begründen zu wollen, ist immer eine heikle Sache. Auch LIMPRICHT (19, Bd. I, pag. 38) hat die Begründung einer Art lediglich auf den Blütenstand schroff abgelehnt. Er schreibt: „Arten, die auf den abweichenden Blütenstand allein gegründet sind, z. B. *Leptobryum dioicum* Debat, haben keine Berechtigung." Im übrigen ist ja auch von LINDBERG die Verteilungsart der Geschlechtsorgane nicht als etwas für die Art absolut Konstantes betrachtet worden, wie dessen heterözische und polyözische Gruppen klar erkennen lassen. In vielen Fällen scheint aber dennoch der Blütenstand etwas völlig Konstantes zu sein, muß es sogar sein, worauf weiter unten zurückzukommen sein wird. Es dürfte auch kaum LOESKEs Meinung gewesen sein, dies völlig in Abrede zu stellen.

LINDBERGs Einteilung der Gametangien der Bryophyten ist, wie schon gesagt, ziemlich unverändert in die neueren bryologischen Florenwerke aufgenommen worden. Die einzige Ergänzung hat FLEISCHER (6, pag. IV) gegeben, der noch einen phyllodiözischen Geschlechtsstand unterschieden hat. Er bezeichnet so das von ihm bei *Macromitrium Blumei* beobachtete und wohl auch zahlreichen weiteren *Macromitrium*- und den *Schlotheimia*-Arten zukommende Verhalten.

Es tragen nämlich die großen, in die Augen fallenden Pflanzen der diözischen Arten der genannten Gattungen lediglich Archegonien, d. h. große männliche Pflanzen sind bisher nicht bekannt. Als solche finden sich allein kleine zwergige Pflänzchen, sogenannte Zwergmännchen, die auf den Blättern der weiblichen Moosrasen und auf der Vaginula nisten. FLEISCHER (7, II. Bd., pag. 402, 407) fand nun bei der obengenannten Art, daß diese Zwergmännchen hier nicht etwa aus sekundärem Protonema der weiblichen Pflanze entstehen, wie dies z. B. für zahlreiche *Dicranum*-Arten bekannt ist, sondern aus Sporen. *Macromitrium Blumei* hat, wie viele Arten der Gattung zweierlei Sporen, kleinere und größere, und die Zwergmännchen dieser Art entwickeln sich nach FLEISCHERs Beobachtungen auffallenderweise aus den größeren Sporen.

Da FLEISCHER auch für *Macromitrium Blumei* größere männliche Pflanzen unbekannt geblieben sind, glaubt er auch nicht annehmen zu sollen, daß diese größeren Sporen, falls sie auf einem besseren Substrat auskeimten, als es die Blätter der weiblichen Pflanze doch wohl darstellen, normale männliche Pflanzen entwickeln würden. Der experimentelle Beweis steht jedoch noch aus, so wünschenswert er wäre, da, falls sich FLEISCHERs Angaben bestätigen sollten, woran bei einem so genauen Beobachter kaum zu zweifeln ist, bei den *Macromitrium*- und *Schlotheimia*-Arten Heterosporie vorliegen würde, was bei den Bryophyten sonst noch nicht beobachtet worden war.

Als phyllodiözisch bezeichnet FLEISCHER demnach ursprünglich eine Verteilungsart von Geschlechtsorganen, bei der kleine männliche Pflanzen, sogenannte Zwergmännchen, aus Sporen hervorgehen, die auf den weiblichen Pflanzen auskeimen und auf den Blättern nisten. Leider dehnt er den Begriff später auch auf das Vorkommen jener Zwergmännchen aus, die nicht aus Sporen, sondern aus dem Rhizoidenfilz, d. h., wohl besser gesagt, aus sekundärem Chloronema der weiblichen Pflanzen ihren Ursprung nehmen, und zwar anscheinend speziell aus sekundärem Chloronema von Blättern, indem er auf das Nisten auf Blättern den Hauptwert zu legen scheint. So schreibt er z. B. bei *Barbella comes*: „Phyllodiözisch (Pseudautözisch). Männliche Zwergpflänzchen .... aus den Rhizoiden entstehend, welche am Stengel und aus den Blättern entspringen, entweder zwischen dem Stengel und den Blättern oder in den hohlen Laubblättern selbst nistend."

Zu einer solchen Ausdehnung des Begriffes „phyllodiözisch“ liegt meines Erachtens gar kein Anlaß vor, denn der Ort, wo diese Zwergmännchen nisten, ist doch nicht ausschlaggebend und nicht so wichtig, daß er einen neuen Fachausdruck benötigte. Für die Fälle, wie sie FLEISCHER bei *Barbella comes* beschreibt, haben wir ja schon die LINDBERGsche Bezeichnung pseudautözisch neben der älteren Bezeichnung pseudomonözisch der Bryologia Europaea. Der Ausdruck phyllodiözisch muß beschränkt bleiben auf jene Fälle, für die er ursprünglich geprägt worden ist, bei denen also Zwergmännchen aus Sporen entstehen.

Die beiden Möglichkeiten der Entstehung von Zwergmännchen (aus Sporen und aus sekundärem Chloronema) müssen scharf auseinander gehalten werden, da sich darin, wie weiter unten zu zeigen sein wird, eine verschiedene Art der Verteilung der geschlechtlichen Potenzen ausdrückt.

Wie schon von mehreren Autoren bemerkt worden ist, ging LINDBERG bei seiner Einteilung der Geschlechtsstände der Bryophyten lediglich vom fertigen Zustand aus und berücksichtigte überhaupt nicht deren Entwicklungsgeschichte. Es lag dies wohl auch nicht in LINDBERGs Absicht, der lediglich von analytisch-systematischen Gesichtspunkten ausging und dem es genügen mußte, eine klare und für die diagnostische Beschreibung der Arten eindeutige Einteilung des vorkommenden fertigen Zustandes der Geschlechterverteilung zu geben, was ihm auch völlig gelungen ist. Entwicklungsgeschichtlich sind jedoch die einzelnen LINDBERGschen Abteilungen, wie die wenigen bisher über diesen Gegenstand vorliegenden Untersuchungen zeigen, größtenteils nicht haltbar, was im folgenden auszuführen sein wird.

BLAKESLEE (1) wies meines Wissens zuerst darauf hin, daß die Ausdrücke monözisch, diözisch, hermaphroditisch nicht eindeutig sind. Sie sind zuerst für Phanerogamen angewandt worden und sind ein Zeichen dafür, ob männliche und weibliche Sporophylle in einer Blüte sich befinden oder in verschiedenen Blüten eines oder verschiedener Individuen. Sie beziehen sich also auf die Stellung von Sporophyllen in Blüten und nicht auf die Verteilungsverhältnisse von Geschlechtsorganen auf Gametophyten, sie beziehen sich auf die diploide Generation und nicht auf die haploide Generation. BLAKESLEE (1) sagt zutreffend: „The terms dioecious, monoecious and hermaphroditic have been used to designate varying grades of sexual differentiation, and have been applied to both gametophyte and sporophyte. Dioecism among the bryophytes has been understood to signify the existance of two kinds of gametophytes, male and female, and the condition in the sporophyte has been disregarded; while among the flowering plants the usage is changed and dioecism has had reference solely to the sporophyte.“

BLAKESLEE schlägt nun vor, um eindeutige Bezeichnungen zu schaffen, die Geschlechts- (haploide) Generation durchweg

als Thallus zu bezeichnen, die Sporen- (diploide) Generation als Phyton, und er unterscheidet demgemäß homothallische und heterothallische und homophytische und heterophytische Gewächse. Homothallische Gewächse tragen beiderlei Geschlechtsorgane auf demselben Thallus, bei den heterothallischen sind die männlichen Organe auf dem einen, die weiblichen auf einem anderen Thallus angelegt. Analog bringen homophytische Pflanzen auf einem Phyton männliche und weibliche oder auch bisexuelle Sporen hervor, heterophytische dagegen erzeugen auf einem Phyton nur männliche, auf einem anderen nur weibliche Sporen.

Es geht daraus hervor, daß homothallische Gewächse notgedrungen auch homophytisch sein müssen, denn, da es keine männlichen und weiblichen Thalli gibt, können auch die Sporen nicht in männliche und weibliche differenziert sein, während heterothallische Gewächse sowohl hetero- und auch homophytisch sein können, je nachdem die geschlechtliche Differenzierung im Phyton bereits bei der Befruchtung der Eizelle statthat, so daß männliche oder weibliche Sporophyten sich ergeben, oder erst gelegentlich der Reduktionsteilung der Sporenmutterzellen eintritt, daß also bisexuelle Sporophyten männliche und weibliche Sporen erzeugen.

Da wir uns im folgenden lediglich mit der haploiden Generation der Bryophyten zu beschäftigen haben werden, scheiden die Termini homo- und heterophytisch in der vorliegenden Arbeit aus der Diskussion aus. Es sei nur im Vorübergehen hier bemerkt, daß alle Bryophyten homophytisch sind. Wir kennen keinen Bryophyten, der in einem Sporangium nur männliche, in einem anderen nur weibliche Sporen erzeugte.

Bei den Bryophyten geht bekanntlich die die Geschlechtsorgane tragende Moospflanze, der Gametophyt, nicht direkt aus der Spore hervor, sondern es keimt diese zu einem Protonema aus, an dem nach dessen Erstarkung der Gametophyt sich ausbildet. Bei den Lebermoosen entsteht am Protonema in der Regel nur ein Gametophyt. Doch gelang es z. B. KLEBS (16) durch Kultivieren ausgekeimter Lebermoossporen in geschwächtem Lichte langlebige Lebermoosprotonemata zu erhalten, welche, unter günstigere Lebensbedingungen gebracht, mehrere Gametophyten entwickelten. Es decken sich bei den Lebermoosen immerhin im allgemeinen die Ausdrücke Thallus und Gametophyt oder Moospflanze.

Bei den Laubmoosen dagegen entwickeln sich am Protonema stets zahlreiche Gametophyten. Es muß bei den Laubmoosen die Gesamtheit der an einem Protonema entstandenen und somit aus einer Spore hervorgegangenen Gametophyten mitsamt dem Protonema als Thallus im Sinne BLAKESLEEs aufgefaßt werden, und nicht, wie dies vielfach üblich, nur das einzelne, die Geschlechtsorgane tragende Moospflänzchen als solcher angesprochen werden. Man kann daher nur solche Moose als heterothallisch,

oder nach der früheren Ausdrucksweise als diözisch, bezeichnen, bei denen eine Spore und somit ein Protonema, ein Thallus also, nur männliche, eine andere Spore nur weibliche Gametophyten hervorzubringen imstande ist. Entwickelt ein und dasselbe Protonema sowohl männliche als auch weibliche Gametophyten, so muß die betreffende Art, auch wenn uns der fertige Zustand ein diözisches Moos vortäuscht, als homothallisch angesprochen werden.

Bei den Lebermoosen ist die Frage der Sexualität der Sporen, welche bei den vorliegenden Fragen mit hineinspielt, noch nicht geklärt. Sehr viele Lebermoose sind diözisch und, da am Protonema der Lebermoose bekanntlich in der Regel nur ein Gametophyt entwickelt wird, so entsteht bei diesen Pflanzen die Frage, ob die geschlechtliche Differenzierung schon in der Spore, bei der Reduktionsteilung der Sporenmutterzellen, stattgefunden hat, oder ob sie auf äußere Einflüsse gelegentlich der Keimung der etwa bisexuellen Spore und der ersten Entwicklung des Protonemas zurückgeführt werden muß. Wahrscheinlich sind diese beiden möglichen Fälle verwirklicht; die strenge Unisexualität bei *Marchantia polymorpha* und *Lunularia cruciata* z. B. spricht für die erstere Annahme; Fälle, wie z. B. die manchmal auftretende Geschlechtsänderung bei *Preissia commutata*, deuten auf die zweite Annahme[1]).

Heterothallische Laubmoose, d. h. Laubmoose, deren Protonema sexuell differenziert ist, sind erst spät erkannt worden. LIMPRICHT (19, I. Bd., pag. 37) schreibt im Jahre 1886 bei Besprechung der Rhizautözie und Pseudautözie LINDBERGS: „Mir gelten die beiden Fälle als diözisch, denn auch bei den zweihäusigen Arten werden beide Geschlechtspflanzen auf demselben Protonema angelegt (bisher wurde Diözismus am Protonema nicht beobachtet), und es dürfte sich daher bei allen, besonders bei den gemischtrasigen, in der Jugend ein derartiger Zusammenhang nachweisen lassen." RUHLAND (30, pag. 210, Anm.) pflichtet LIMPRICHT völlig bei, indem er schreibt: „Die beiden letztgenannten Fälle (d. h. Rhizautözie und Pseudautözie — SCH.) sind, wie schon LIMPRICHT mit Recht hervorhebt, der typischen Diözie zuzurechnen, da wohl in allen Fällen der Diözie beide Geschlechter nebeneinander demselben Protonema entspringen." WARNSTORF (37, pag. 25) steht 1904 ebenfalls noch im Banne der LIMPRICHT schen Anschauungen. Er schreibt (37, pag. 25): „Mit Recht hebt LIMPRICHT hervor, daß die beiden letzten Fälle (d. h. Rhizautözie und Pseudautözie — SCH.) als zweihäusiger Blütenstand aufzufassen sind, da auch bei diözischen Arten die

[1]) Versuche, die zur Klärung der hier vorliegenden Probleme unternommen wurden, sind noch nicht abgeschlossen. Sie sollen weiter ausgebaut, den Gegenstand einer späteren Publikation bilden, während die vorliegende Arbeit mehr die theoretische Grundlage zu den Versuchen bildet und diese in bestimmte Bahnen zu leiten bestimmt ist.

beiderlei Geschlechtspflanzen an demselben Protonema angelegt werden. Wahrer, echter Diözismus, wo am Protonema immer nur ein Geschlecht angelegt wird, ist von FLEISCHER bis jetzt nur bei *Macromitrium* beobachtet worden."

Sonderbar muß es erscheinen, wenn man die oben angeführten Äußerungen liest, welche die Möglichkeit der Anlage von Antheridien und Archegonien an Gametophyten getrennter Protonemata offensichtlich in Abrede stellen, wenngleich durch die Wörtchen „dürfte" und „wohl" eine andere Möglichkeit immerhin offengelassen wird, daß das Vorkommen doch recht zahlreicher Fälle, in denen wir nur die weiblichen oder die männlichen Gametophyten kennen, während Gametophyten des anderen Geschlechts völlig unbekannt sind — oder doch einen ungleich beschränkteren Verbreitungsbezirk aufweisen als das gegensätzliche Geschlecht und in weiten Gegenden gänzlich fehlen —, daß solche Fälle nicht dahin gedeutet wurden, daß bei diesen Arten ebenfalls, wie WARNSTORF sagt, „wahrer, echter Diözismus", d. h. also Heterothallie vorliegen dürfte. Ich nenne als Beispiele für solche Arten, Beispiele, die sich an Hand jeder Flora leicht vermehren ließen, *Tortula papillosa* und *Didymodon giganteus*, bei welchen wir nur die weiblichen Pflanzen kennen, und *Hyophila riparia*[1]), wo uns nur die männlichen Organe bekannt sind.

Gerade LIMPRICHT, der so wenig von einem Diözismus des Protonemas wissen wollte, wie aus obenstehendem Zitat hervorgeht, schreibt auf der nächsten Seite seines Werkes (19, I. Bd., pag. 38): „Die Sterilität anderer Arten hat ihren nachweisbaren Grund meist in der Diözie und ungünstiger örtlicher Verteilung beider Geschlechter."

Es ist doch, wenn man nicht Heterothallie, d. h. Differenzierung schon des Protonemas in männlich und weiblich annimmt, schwer zu verstehen, warum nicht gelegentlich doch bei solchen Arten das andere Geschlecht aufgetreten sein sollte, bzw. reichlicher auftritt. Wenn jedes Protonema männliche und weibliche Pflanzen hervorzubringen imstande wäre, so könnte doch eine „ungünstige örtliche Verteilung beider Geschlechter" kaum eingetreten sein, da doch wohl ziemlich bei jedem Protonema die Bedingungen zur Erzeugung beider Geschlechtspflanzen gegeben wären.

Solches ist aber bei den in Rede stehenden Moosen noch niemals beobachtet worden. Der Einwand, daß es sich lediglich um ein Übersehen der anscheinend fehlenden männlichen oder weiblichen Pflanzen handeln könnte, könnte gewiß für einzelne

---

[1]) Warnstorf beschrieb allerdings seinerzeit (Hedwigia. XXIV. [1885]. S. 93) bei Aufstellung seiner *Barbula lingulata* (= *Hyophila riparia*) weibliche Exemplare, während Limpricht am gleichen Material nur männliche Exemplare gesehen hat. Auch seither sind weibliche Exemplare nicht mehr aufgefunden worden.

wenige Fälle zutreffen[1]), aber er darf unbedingt nicht verallgemeinert werden. Es zeigt sich dies deutlich z. B. an *Lunularia cruciata*, deren weibliche Pflanze bei uns an den meisten Orten[2]) allein vorkommt und welche sich an diesen Orten durch Jahrzehnte rein weiblich erhalten hat, ohne daß jemals eine männliche oder gemischtgeschlechtliche Pflanze beobachtet worden wäre, obwohl die Pflanze nur in Gewächshäusern und somit unter den Augen von Fachleuten gedeiht, so daß männliche Pflanzen wohl nicht übersehen worden wären. Auch *Marchantia polymorpha*, der so zahlreiche eingehende Untersuchungen gewidmet wurden, ist stets als streng zweihäusig befunden worden.

Wenn GOEBEL (9, pag. 660) zu *Lunularia* bemerkt: „Da die Brutkörper selbstverständlich stets Pflanzen von dem Geschlechte der Mutterpflanzen ergeben ...“, so möchte ich dem hinzufügen, daß dieses nur selbstverständlich ist, wenn Heterothallie vorliegt und wenn Heterothallie bedeutet, daß ein Geschlecht völlig fehlt, auch nicht latent vorhanden ist. Wir werden später sehen, daß Ableger oder Regenerate eines homothallischen weiblichen Gametophyten (und Brutkörper sind doch auch Ableger) durchaus nicht nur weiblichen Gametophyten den Ursprung geben, sondern befähigt sind, reichlich männliche Gametophyten (und auch Zwitter) hervorzubringen; es ist dies eine bei polyözischen Moosen ganz gewöhnliche Erscheinung.

Wir kennen allerdings bei Moosen auch Fälle, in denen das nicht in Erscheinung getretene (es ist das männliche) Geschlecht offenbar sehr stark latent ist, und erst durch die Erfüllung ganz bestimmter, uns noch unbekannter Bedingungen zur Prävalenz gebracht werden kann. Ich denke hier an das Vorkommen von Zwergmännchen, worüber weiter unten noch weiteres zu sagen sein wird. An dieser Stelle soll nur nochmals betont werden, daß, wenn bei einem heterothallischen Moose, z. B. also bei *Lunularia*, die Potenzen für das männliche Geschlecht (um bei dem Beispiel zu bleiben) irgendwie latent im Plasma der weiblichen Pflanze vorhanden wären, sie sich jedenfalls gelegentlich durchgesetzt haben müßten, wie es sich z. B. bei den weiblichen Gametophyten vieler *Dicranum*-Arten in Gestalt von Zwergmännchen durchsetzt.

Daß diese Erwägungen das richtige treffen, haben die vorbildlichen Untersuchungen ÉL. und ÉM. MARCHALs (23) bewiesen. Sie zeigten uns experimentell in einwandfreier Weise,

---

[1]) Bei vielen diözischen Moosen werden die männlichen Pflanzen übrigens als seltener als die weiblichen angegeben. Hier dürfte es sich allerdings vielfach um ein Übersehen handeln, da die meisten Sammler bei der bisherigen überragenden systematischen Wertschätzung der Mooskapsel ihr Augenmerk vor allem auf „schön fruchtende Rasen“ lenken.

[2]) Nach K. Müller, Lebermoose I, 291—292, heimatet *L. cruciata* (L.) Dum. in den Mittelmeerländern und an der französischen Westküste und wurde außerdem aus Persien, den Canaren und Azoren, aus Afrika, Südamerika und Australien bekannt. „Sporogone und männliche Stände sind selten. In Deutschland wurden Sporogone noch nie beobachtet, obwohl im botanischen Garten in Bonn männliche und weibliche Pflanzen zusammen vorkommen.“

daß es in der Tat eine ganze Reihe von Laubmoosen gibt, welche schon von der Spore her sexuell differenziert sind. Schon bei der Tetradenteilung im Archespor, bei den Reduktionsteilungen der Sporenmutterzellen, werden die Sporen in männliche und weibliche geschieden. Ist einmal das Geschlecht der Spore bestimmt, so ist es unmöglich, wie aus den Versuchen hervorging, die Ausbildung des anderen Geschlechts experimentell durch Änderung der Keimungs- und Lebensbedingungen des betreffenden Mooses hervorzurufen. Das fehlende Geschlecht kann also nicht latent in der Spore vorhanden sein, es muß völlig fehlen.

Es mag eingewendet werden, daß unsere Methoden vielleicht zu grob für solch feine Vorgänge sind, oder daß nicht die richtigen Bedingungen zur Hervorbringung des anderen Geschlechts im Experiment getroffen wurden, so daß das fehlende Geschlecht doch latent in den betreffenden Individuen vorhanden sein könnte, nicht aber in Erscheinung getreten sei. Gegen diese Einwände sprechen aber erstens das oben geschilderte Verhalten von Moosen, bei denen wir lediglich ein Geschlecht kennen, wenigstens in weiten Gebieten, und zweitens die Ergebnisse Él. und Ém. Marchals (24, 25, 26) bei ihren Untersuchungen über die Aposporie der Laubmoose.

Pringsheim (28, 29) und Stahl (32) hatten gezeigt, daß die Möglichkeit vorliegt, aus den Sporophyten der Laubmoose Protonema und aus diesem Gametophyten zu erhalten. Die Versuche wurden aber nicht weiter geführt, so daß es nicht bekannt wurde, ob diese Gametophyten auch imstande seien, Gametangien zu bilden, oder ob sie völlig steril seien. Demgemäß war natürlich auch über die Geschlechterverteilung an solchen aposporen Gametophyten nichts bekannt. Diese Lücke auszufüllen, unternahmen nun Él. und Ém. Marchal. Sie gingen von der Erwägung aus, daß, wenn bei heterothallischen Moosen in den Gametophyten das eine Geschlecht völlig fehle, dieses durch den Befruchtungsvorgang dem Sporophyten wieder zugeführt sein müsse, dieser also bisexuell sein müsse. Es müßten daher wohl auch die aposporen Regenerate des Sporophyten bisexuell sein, d. h. homothallische Gametophyten anlegen.

Die apospor erzeugten Gametophyten der untersuchten heterothallischen Moose zeigten durchgehends die theoretisch postulierte Erscheinung (sie seien, da sie doppelte Chromosomenzahl enthalten, mit Él. nnd Ém. Marchal als bivalent bezeichnet im Gegensatz zu den univalenten aus Sporen hervorgehenden Gametophyten). Es traten in den Kulturen neben zahlreichen männlichen und weniger zahlreichen weiblichen Gametophyten auch solche mit zwittrigen Geschlechtsständen auf. Die apospore, bivalente Rasse war also nicht mehr heterothallisch, sondern homothallisch und polyözisch. Regenerate, d. h. aus sekundärem Protonema aus Teilen eines Gametophyten erhaltene neue Gametophyten, Regenerate also der bivalenten männlichen und weiblichen Gametophyten zeigten das gleiche Bild, woraus hervorgeht, daß die bivalenten männlichen und weiblichen Gametophyten

nicht unisexuell, sondern bisexuell sind, im Gegensatz zu den univalenten nicht aposporen Gametophyten, welche sich als streng unisexuell erwiesen hatten und deren Regenerate lediglich imstande waren, das Geschlecht des Abstammungsgametophyten hervorzubringen. Es ist also durch den Befruchtungsvorgang dem Sporophyten in der Tat die seinem Muttergametophyten fehlende männliche Potenz wieder zugeführt worden. Männliche und weibliche Potenz halten sich in einigen Fällen die Wagschale, so daß Zwitterstände zur Ausbildung kommen können; in anderen Fällen prädominiert das eine oder das andere Geschlecht. Es handelt sich aber bei dem Auftreten eingeschlechtlicher Gametophyten lediglich um eine Prädominanz des betreffenden Geschlechts und nicht um ein Fehlen des anderen, denn die an Regeneraten solcher eingeschlechtlicher Achsen entstandenen Gametophyten zeigten ja nur zum Teil das gleiche Geschlecht wie ihre Mutterpflanze, zum Teil waren sie dagegen entgegengesetzten Geschlechts oder auch Zwitter, das andere Geschlecht war also wieder in Erscheinung getreten.

Daß die Geschlechtsorgane der aposporen Regenerate der heterothallischen Laubmoose sich als völlig unfähig erwiesen, eine Sporophytengeneration hervorzubringen, wird von Él. und Ém. Marchal gleichfalls als Argument für das Fehlen des jeweils anderen Geschlechts in den Gametophyten der betreffenden Pflanzen ins Treffen geführt. Durch die bei den aposporen bivalenten Gametophyten auftretende Bisexualität wird nach der Vorstellung der genannten Forscher bei heterothallischen Moosen die Konstitution offenbar derartig tiefgreifend verändert, daß die Befruchtungsfähigkeit verloren geht. Bei den homothallischen Moosen dagegen, die schon in der univalenten Rasse durchwegs bisexuell sind, ist der apospore Gametophyt wohl befähigt, die Sporophytengeneration hervorzubringen; hier ist die Konstitution ja bisexuell geblieben, und somit eine Störung des geschlechtlichen Gleichgewichts nicht eingetreten.

Ich habe geglaubt, auf diese Verhältnisse so ausführlich eingehen zu sollen, da bis in die neueste Zeit Diözismus des Protonemas und der Sporen, d. h. Heterothallie, bei Moosen als noch unbewiesen gilt. So schreibt z. B. Goebel (9, pag. 850) die Heterothallie sei „natürlich durchaus möglich und wahrscheinlich. Aber ein Beweis dafür liegt noch nicht vor“. Wie aus vorstehendem hervorgeht, halte ich im Gegensatz hierzu den Beweis für erbracht. Der stärkste Beweis dürfte wohl sein, daß in den aposporen Regeneraten der heterothallischen Moose die Synthese der Geschlechter geglückt ist.

Heterothallische Moose sind bisher mit Sicherheit nur wenige bekannt. Es liegt dies aber wohl nicht an der Seltenheit ihres Vorkommens, sondern an der geringen Zahl der einschlägigen Untersuchungen. Diese sind natürlich sehr mühsam und langwierig, da die betreffende Art entweder von der Aussaat einer einzelnen Spore an bis zur Hervorbringung der Geschlechtsorgane

zu beobachten ist, oder eine geschlechtlich bekannte Achse zur Regeneration gebracht werden und das Regenerat ebenfalls bis zur Anlegung der Geschlechtsorgane kontrolliert werden muß. Diese Versuche, die unter den natürlichen möglichst nahe kommenden Bedingungen angestellt werden müssen, dürfen dazu nicht zu früh abgebrochen werden, da erfahrungsgemäß die Antheridien leichter als die Archegonien angelegt werden, und die meisten Moose, im Gegensatz zu RUHLANDS Bemerkung (30, pag. 205) zuerst die Antheridien anlegen. Erst eine längere Beobachtung der Kulturen kann also Aufschluß darüber geben, ob ein Moos nicht doch noch zur Anlage von Archegonien schreitet, ob es wirklich heterothallisch ist.

ÉL. und ÉM. MARCHAL haben experimentell nachgewiesen, daß *Ceratodon purpureus, Barbula unguiculata, B. fallax, Bryum argenteum, Br. caespititium, Br. capillare* und *Mnium hornum* heterothallisch sind. Nach FLEISCHERS Beobachtungen sind mindestens *Macromitrium Blumei,* wahrscheinlich aber alle diözischen *Macromitrium-* und alle *Schlotheimia*-Arten heterothallisch. Heterothallisch sind ferner unzweifelhaft die meisten, wenn nicht alle jene Arten, bei denen nur ein Geschlecht bekannt ist, oder bei denen das andere Geschlecht doch auf weite Strecken fehlt. Und endlich sind die meisten Arten, bei denen die Geschlechtspflanzen getrenntrasig oder nur selten gemischtrasig wachsend angetroffen werden, als heterothallisch anzusprechen, da hier wohl der einzelne Rasen als aus einer Spore hervorgegangen angenommen werden kann und die Fälle von Gemischtrasigkeit bei solchen meist getrenntrasig vorkommenden Arten mit dem Auskeimen zweier geschlechtlich verschieden orientierter Sporen in unmittelbarer Nähe beieinander befriedigend erklärt werden können.

Betreffend der Arten, bei denen bisher nur ein Geschlecht aufgefunden wurde, soll auf folgende Möglichkeit hingewiesen werden. Man könnte bei solchen Arten an ähnliche Vorkommnisse denken, wie sie ÉL. und ÉM. MARCHAL (26) bei den aposporen Regeneraten von *Phascum cuspidatum* beobachteten. Bei dieser Pflanze, welche homothallisch ist, traten keine normalen fertilen aposporen Gametophyten auf, sondern Pflanzen mit neuen Eigenschaften. Die Blätter waren reduziert; es bildeten sich Brutkörper, die selten auftretenden männlichen Geschlechtsorgane stellten häufig Mittelbildungen zwischen Antheridien und Brutkörpern dar, Archegonien gelangten nie zur Anlage und Ausbildung. Da apospore Gametophyten häufig eine erhöhte vegetative Kraft zeigen, sie wohl auch, wenn auch jedenfalls sehr selten, spontan nach Verletzung der jungen Seten in der Natur auftreten können, so können uns nur in einem Geschlecht bekannte Arten als apospor entstanden gedacht werden.

Bei *Macromitrium Blumei* ist nach FLEISCHER insofern noch eine weitere Differenzierung eingetreten, als der geschlechtliche Unterschied der Sporen sich schon in deren unterschiedlicher Größe kundgeben soll, indem die männlichen, den Zwergmännchen

den Ursprung gebenden Sporen größer als die weiblichen sind. Diese männlichen Sporen müßten natürlich trotz ihrer relativen Größe als Microsporen bezeichnet werden, da wir gewohnt sind unter diesem Namen bei Gewächsen, bei denen eine sexuelle und morphologische Differenzierung der Sporen eingetreten ist, die männlichen Sporen zu verstehen.

Von den meist getrenntrasig wachsenden Moosen sind jene Arten, die auch pseudautözisch vorkommen, auszunehmen und nicht als heterothallisch anzusehen, z. B. einige *Dicranum*-Arten. Da bei diesen Moosen die weibliche Pflanze befähigt ist, an adventivem Protonema männliche Pflanzen zu erzeugen, so können sie nicht als unisexuell und somit als heterothallisch angesprochen werden, sondern müssen offenbar bisexuell und homothallisch sein.[1])

Hier liegt auch der Grund, warum zwischen der phyllodiözischen und der pseudautözischen Geschlechterverteilung schärfer als FLEISCHER dies getan hat, unterschieden werden muß. Die phyllodiözischen Moose sind heterothallisch, die pseudautözischen homothallisch.

Völlig verkannt wurden die bei der Bildung von Zwergmännchen vorliegenden Verhältnisse neuerdings durch LORCH (21), welcher der Ansicht ist, daß sämtliche bekannten Zwergmännchen aus Sporen entstehen, daß bei allen in Betracht kommenden Arten demnach heterothallische, phyllodiözische Geschlechterverteilung vorliege. Dies ist jedoch nicht der Fall. Phyllodiözie ist bisher lediglich für *Macromitrium Blumei* (durch FLEISCHER) und für *Stereodon pratensis* (durch WARNSTORF, vgl. 37, pag. 965) bekannt; nur bei diesen Arten entstehen, um es nochmals zu wiederholen, die zwergigen männlichen Pflanzen aus einer Spore; vermutlich ist die Phyllodiözie innerhalb der Gattungen *Macromitrium, Schlotheimia* und *Stereodon* weiter verbreitet. In allen übrigen Fällen entstehen die Zwergmännchen aus dem Rhizoidenfilz des Stammes oder der Blätter der weiblichen Pflanzen, oft an alternden Teilen.

So ist es für *Leucobryum glaucum* sicher nachgewiesen, daß die Zwergmännchen hier an dem aus dem Blattrücken der Perigonialblätter entspringenden sekundären Protonema entstehen. LORCH (21, pag. 998) jedoch, von seiner Annahme ausgehend, daß die Zwergmännchen der genannten Art aus Sporen hervorgehen, bringt längere Ausführungen darüber, inwiefern die auf den *Leucobryum*-Rasen gefallenen Sporen in bezug auf ihre Ernährung schlechter daran sind, als glücklichere andere, die auf freien Stellen des Waldbodens niederfielen, und so nur Zwergmännchen den Ursprung geben können. Diese Ausführungen LORCHs mögen wohl für *Macromitrium* und *Stereodon* zutreffen, falls dort nicht überhaupt eine erbliche Fixierung der aus einer bestimmten Sporensorte entstehenden Zwergmännchen statt-

[1]) Auch zur Klärung dieser Frage sind Versuche im Gange, die leider noch nicht derart abgeschlossen sind, daß sie ein endgültiges Urteil erlauben.

gefunden hat, so daß äußere Bedingungen keine wesentliche Rolle mehr spielen, worüber wir leider noch nicht unterrichtet sind. Für *Leucobryum* jedoch sind LORCHs Ausführungen hinfällig, da die Zwergmännchen nach unserer heutigen Kenntnis hier nicht aus Sporen entstehen.

Im gleichen Zusammenhang versucht es LORCH, auch zu erklären, wieso von den heimischen *Dicranum*-Arten Sekt. *Eudicranum* bei *Dicranum maius* Zwergmännchen nicht gebildet werden können. Hier hat LORCH es leider übersehen, daß nach WARNSTORFs nicht zu bezweifelnder Angabe dieses Moos Zwergmännchen besitzt.

Das Auftreten von Zwergmännchen beruht zu einem Teil zweifellos auf schlechter Ernährungslage des betreffenden Pflanzenteils. Insofern hat LORCH Recht und darauf hat u. a. auch schon GOEBEL (8, pag. 35/36, 9, pag. 370) hingewiesen.

Die Anlage von Antheridien erfordert anscheinend überhaupt weniger Baustoffe als die der Archegonien. Bei homothallischen Moosen stehen die männlichen Gametangien entweder an schwächeren Achsen, oft sind es die Erstlingsachsen, oder wir finden bei gemischtgeschlechtlichen (synözischen) Gametangien die Antheridien an den letzten Auszweigungen der dann vorliegenden Sproßsysteme angelegt. Bei heterothallischen Moosen pflegen die männlichen Gametophyten schwächer als die weiblichen zu sein. Es hängt dies alles wohl damit zusammen, daß die weibliche Pflanze oder Achse die nachfolgende Sporophyten-Generation ernähren muß, da ja der Sporophyt der Moose, zumal im ersten Stadium seiner Entwicklung, als Parasit anzusehen ist, während er später allerdings in mehr oder weniger ausgiebigem Maße selbst assimiliert; die anorganischen Baustoffe muß die weibliche Mutterpflanze jedoch immer ganz liefern. Sie muß also ihrer stärkeren Inanspruchnahme entsprechend auch kräftiger gebaut sein, d. h. besser ernährt worden sein.

GOEBEL, der auf diese Verhältnisse aufmerksam gemacht hat (8, 571; 9, 149), drückt dies prägnant aus, indem er schreibt, es sei diese Erscheinung „.... kausal offenbar bedingt dadurch, daß die Entstehung männlicher Geschlechtsorgane erfolgt unter Bedingungen, welche zur Bildung der weiblichen nicht hinreichen, biologisch dadurch, daß die weiblichen Pflanzen, welche später den Embryo auszubilden haben, besser ausgerüstet sein müssen, als die männlichen."

Die Anlage der männlichen Organe an zwergigen Pflanzen ist lediglich das (offenbar erblich fixierte) Extrem einer Reihe, an deren anderem Endpunkt männliche Gametophyten stehen, die den weiblichen an Stärke nichts oder nur wenig nachgeben, wie z. B. die männlichen Pflanzen der *Polytrichum*-Arten.

Aus der Fülle von Beispielen, die sich hierfür anführen ließen, seien nur zwei Fälle herausgegriffen, die besonders gut bekannt sind und mir besonders anschaulich zu sein scheinen.

Mnium punctatum ist sicherlich heterothallisch. Die weiblichen Gametophyten sind größer und kräftiger als die männlichen, und dieser Unterschied zeigt sich auch im anatomischen Bau. Die großblättrigen weiblichen Gametophyten besitzen einen großen Zentralstrang und große blindendige Blattspuren; die männlichen Gametophyten, welche kleinere Blätter tragen, gleichen dagegen im anatomischen Aufbau weit mehr den Ausläufern; ihr Zentralstrang ist kleiner und die Blattspuren sind nur wenigzellig. HABERLANDT (14, pag. 387), der auf die anatomische Verschiedenheit des weiblichen Gametophyten und des Ausläufers aufmerksam gemacht hat, sieht darin eine korrelative Erscheinung zur Blattgröße. Diese geringere Blattgröße des männlichen Gametophyten bedingt eine geringere Assimilationsleistung, also auch eine geringere Bildung von Baustoffen, so daß solche in ausreichender Menge und vielleicht auch Güte zur Archegonienbildung nicht zur Verfügung stehen. Der kleinblättrige Gametophyt, der auch eine schwächere anatomische Differenzierung zeigt, ist also männlich.

Übrigens muß bei *Mnium punctatum* die schwächere Entwicklung des männlichen Gametophyten erblich fixiert sein und kann nicht etwa auf äußere Einflüsse zurückgeführt werden; denn da *Mnium punctatum* heterothallisch ist, so ist das Geschlecht der betreffenden Gametophyten schon in der Spore vorbestimmt. Es wird also eine etwa in ungünstige Beleuchtungs- und somit Ernährungsverhältnisse gebrachte weibliche Pflanze von *Mnium punctatum* die Blattgröße reduzieren und Hand in Hand damit Zentralstrang und Blattspuren. Die unter den neuen schlechteren Bedingungen gebildeten Sprosse werden sich anatomisch dem Zustande der männlichen Pflanze oder der dieser ähnlich gebauten Ausläufer nähern, sie werden keine Archegonien mehr anlegen können, sondern steril bleiben; keinesfalls werden sie aber zur Anlage von Antheridien schreiten. Die Fähigkeit hierzu geht den weiblichen Gametophyten eines heterothallischen Mooses ab. Ebensowenig werden gut ernährte männliche Gametophyten des gleichen Mooses jemals Archegonien anlegen können, auch nicht, wenn ihnen Lebensbedingungen geboten würden, die sie zu äußerst luxuriösem Wachstum veranlassen.

Catharinaea undulata sei als Beispiel für ein homothallisches Moos angeführt. Hier ist nach HABERLAND der Zentralstrang im oberen Teil der Achse gut entwickelt, im unteren schlechter. Nun ist ja bekannt, daß dieses Moos im ersten Jahre männlich ist, und daß im zweiten Jahre, nach Durchwachsung des männlichen Gametangiums, dessen Scheitelzelle nicht zur Antheridienbildung aufgebraucht wird, weibliche Organe am Gipfel der Achse angelegt werden. Im ersten Jahre ist die Pflanze offenbar noch nicht genügend zur Archegonbildung erstarkt, der untere Achsenteil, der im ersten Jahre angelegt wurde, ist schwächer ausgebildet. Im zweiten Jahr dagegen ist die Pflanze erstarkt. Der Sproß hat nun soviel Baustoffe gebildet, und bildet immer wieder neue, daß nicht nur die Achse korrelativ mit der gesteigerten Blattgröße

anatomisch weiter differenziert werden kann, sondern es ist nun dem Gametophyten erst die Möglichkeit gegeben, Archegonien anzulegen. Ist aus irgendeinem Grunde die Assimilationstätigkeit des Gametophyten auch im zweiten Jahre noch herabgesetzt, so wird auch im zweiten Jahre wieder ein männliches Gametangium gebildet, wie dies, wenn auch selten, zu beobachten ist. Häufig kommen dagegen bei *Catharinaea* auch rein weibliche Sprosse vor, Sprosse, die also gleich im ersten Jahre Archegonien anlegen. Es ist dies nicht weiter verwunderlich, da *Catharinaea* ja ein weitverzweigtes Rhizom hat, welches immer wieder neue Seitensprosse treibt, denen größtenteils infolge des ihnen aus dem Rhizom zufließenden Stromes von organischen und anorganischen Nährstoffen schon im ersten Jahre die zur Anlage der weiblichen Organe erforderlichen Baustoffe zur Verfügung stehen werden.

Weitere Beispiele für die schwächere Ausbildung des männlichen Gametophyten finden sich in jeder Flora. Immer wieder wird berichtet: „Männliche Pflanzen sehr schlank" oder so ähnlich. Erinnert sei in diesem Zusammenhang noch an den männlichen Gametophyten von *Buxbaumia*. Die männlichen Gametophyten sind übrigens auch oft bedeutend kurzlebiger als die weiblichen, was mit der Funktion der weiblichen als Träger der diploiden Generation im Zusammenhange stehen dürfte.

Wenn man also im allgemeinen auch sagen kann, daß zur Anlage von Archegonien bessere Bedingungen als zu der Anlage von Antheridien gehören, so darf man andererseits nicht ganz allgemein die Anlage von Antheridien auf z. B. schlechtere Ernährung zurückführen. Wie an obigen zwei Beispielen gezeigt werden konnte, trifft dies in weitgehendstem Maße offenbar nur für die homothallischen Moose zu[1]), während bei den heterothallischen die sexuelle Bestimmung der Spore die ausschlaggebende Rolle spielt. Wenn hier Ernährungseinflüsse eine Rolle spielen, so könnte dies nur zu einer Zeit stattfinden, in der die geschlechtlichen Potenzen noch nicht gesondert sind, also vor der Reduktionsteilung der Sporenmutterzellen. Es könnte also etwa vermutet werden, daß schlechter ernährte oder irgendwie in der Entwicklung gestörte Sporophyten heterothallischer Moose mehr männliche Sporen ausbilden als normalerweise. Das ist übrigens kaum wahrscheinlich, zumal wenn man, wie ich, eine glatte Spaltung des männlichen und weiblichen Merkmals bei der Reduktionsteilung annehmen zu müssen glaubt. Das weibliche Merkmal muß doch auch bei schlecht ernährten Sporenmutterzellen „irgendwo bleiben"; es dürften gelegentlich der Tetraden

---

[1]) Das Ergebnis einiger Versuche, welche geeignet erscheinen, diese Vermutung zu erhärten, soll am Schlusse dieser Arbeit mitgeteilt werden. Auch hier handelte es sich lediglich um die ersten tastenden Versuche zur Erfassung des Problems und des ganzen Komplexes von daran anknüpfenden Fragen, deren endgültige Beantwortung späteren Arbeiten vorbehalten werden muß. Die wenigen Ergebnisse der bisher durchgeführten Versuche stützen immerhin die Richtigkeit der eben vorgetragenen Vermutung, wonach im allgemeinen die Ernährungslage für die Anlage der männlichen oder weiblichen Organe bestimmend ist.

teilung bei heterothallischen Moosen jeweils 2 männliche und 2 weibliche Sporen gebildet werden, wie dies für *Sphaerocarpus* (5, 34) bekannt wurde, und es liegt kein Grund vor, anzunehmen, daß die beiden weiblichen Produkte der Tetradenteilung in schlechter gestellten Sporophyten nicht entwicklungsfähig sind, sondern frühzeitig absterben.

Aber auch bei homothallischen Moosen ist die Frage, welches Geschlecht gebildet wird, nicht immer lediglich eine Frage der Ernährung. Solches ist bei den pseudautözischen Moosen bestimmt nicht der Fall. „Zwergmännchen" entstehen bei Moosen nicht, sobald die Pflanzen schlechter ernährt sind, sondern es entstehen in solchem Falle meist schwächere Gametophyten, welche wohl auch steril bleiben können, und bei jenen Moosen, bei welchen Zwergmännchen gefunden werden, entstehen diese auch nicht sozusagen automatisch, sobald die Ernährungslage sinkt. Zwergmännchen, d. h. normal auftretende im Verhältnis zur weiblichen Pflanze winzige männliche Gametophyten, finden sich bei einer Reihe von Laubmoosen verschiedener Verwandtschaftsgruppen als erbliche Eigentümlichkeit vor. Ihr Auftreten ist ferner offenbar an gewisse innere Zustände des Protoplasmas der betreffenden Arten gebunden, Zustände, die uns noch völlig unbekannt sind, die auch nicht bei allen Arten die gleichen zu sein brauchen. Bei manchen Arten, z. B. bei *Fissidens*-Arten oder bei *Camptothecium*, entstehen die Zwergmännchen nur an ganz alten, größtenteils abgestorbenen Teilen der weiblichen Pflanzen, bei anderen entstehen sie immer in der Nähe der Hüllblätter der weiblichen Organe, je selbst aus der Vaginula. Diese Organe können ja auch als alternd aufgefaßt werden; sie sterben je nach der Reife der diploiden Generation ab. Keinesfalls sind sie an noch nicht geschlechtsreifen jugendlichen weiblichen Pflanzen beobachtet worden. Man könnte sich die Bedingung des Auftretens der Zwergmännchen vielleicht als Alterserscheinung des Plasmas vorstellen, welches nicht mehr die Kraft besitzt, normale Gametophyten zu erzeugen. In gewisser Beziehung läge dann ja allerdings auch bei der Pseudautözie eine auf geringere Ernährung zurückzuführende Erscheinung vor. Denn in alternden Organen dürfte die Ernährungslage ungünstiger sein als in jugendlichen. Aber die Ernährungsfrage wäre in diesem Fall doch mehr eine innere und nicht eine rein äußere auf den ungünstigen Standort zurückzuführende, wie dies nach meinen Erfahrungen bei den homothallischen Moosen in der Regel zutrifft.

Das Auftreten von Zwergmännchen ist meines Erachtens also jedenfalls nicht allein von äußeren Faktoren, also von ungünstiger Ernährungslage, sondern es ist in erster Linie von inneren Faktoren abhängig, es beruht in erster Linie auf erblichen Eigenschaften und auf dem inneren Zustand der betreffenden Art.

Es mag vielleicht von Interesse sein, an dieser Stelle eine Zusammenstellung jener Moose zu geben, bei denen bisher Zwerg-

männchen beobachtet worden sind. Auf Vollständigkeit kann diese Zusammenstellung keinen Anspruch machen, da die systematische bryologische Literatur zu zerstreut ist und lediglich einige der größeren Florenwerke durchgesehen werden konnten, nämlich die Werke: LIMPRICHTS (19), WARNSTORFS (37), FLEISCHERS (6, 7), BROTHERUS (3). Ich fand in diesen Werken folgende Angaben[1]) über das Vorkommen von Zwergmännchen:

Fam. **Dicranaceae:** *Trematodon paucifolius* C. M.; — *Dicranella* spec. (Brotherus, selten innerhalb der Gattung); — *Holomitrium javanicum* Doz. et Molk., *vaginatum* Brid.; — *Braunfelsia enervis* Par., *Molkenboerii* Fleisch., *plicata* Fleisch.; — *Schliephackea prostrata* C. M.; — *Dicranum angustum* Lindb., *assimile* Hpe., *Bergeri* Bland., *Blumei* N. a. E., *Bonjeani* De Not., *brachypelma* C. M., *Braunii* C. M., *brevifolium* Lindb.; *brevisetum* Doz. et Molk., *lives* C. M., *elatum* Lindb., *leucophyllum* Hpe., *Limprichtii* Fleisch., *majus* Turn., *Mühlenbeckii* Bryol. eur., *neglectum* Jur., *reflexifolium* C. M., *reflexum* C. M., *scoparium* Hedw., *spurium* Hedw., *undulatum* Ehr. und wohl alle übrigen Arten der Sekt. *Eudicranum* mit Ausnahme von *D. Andrieuxii* Besch., welches autözisch sein soll, — *Dicnemos calycinum* Schwaegr. (anscheinend heterothallisch-phyllodiözisch), — *Synodontia*-Arten.

Fam. **Fissidentaceae:** *Fissidens anomalus* Montg., *decipiens* DeNot., *exilis* Hedw., *tamarindifolius* Brid.

Fam. **Leucobryaceae:** *Leucobryum glaucum* Schimp.; — *Leucophanes candidum* Lindb.

Fam. **Calymperaceae:** *Syrrhopodon Mülleri* Lac.

Fam. **Pottiaceae:** *Leptodontium subdenticulatum* Par.

Fam. **Orthotrichaceae:** *Macromitrium* alle Arten des Subgen. III *Cometium*, fast alle Arten des Subgen. VI *Eumacromitrium*, *M. macrorrhynchum* Mitt. (subgen. *Micromitrium*); — *Schlotheimia* (alle Arten).

Fam. **Ptychomniaceae:** Nach Brotherus (pag. 1217) selten autözisch, aber keine Angabe betreffend Gattung und Arten.

Fam. **Hedwigiaceae:** *Cleistostoma ambigua* Brid.

Fam. **Neckeraceae:** *Endotrichella elegans* Fleisch.; — *Garovaglia* alle Arten); — *Barbella amoena* Fleisch., *comes* Broth.; — *Aërobryum speciosum* Doz. et Molk.

Fam. **Lembophyllaceae:** *Lembophyllum* (alle Arten).

Fam. **Hookeriaceae:** *Eriopus remotifolius* C. M. und vielleicht auch die übrigen Arten; — *Chaetomitrium ciliatum* v. d. B. et Lac., *elongatum* Doz. et Molk., *horridulum* v. d. B. et Lac., *lanceolatum* v. d. B. et Lac., *leptopomia*

[1]) Die Nomenklatur der folgenden Zusammenstellung ist die von Brotherus angewandte, ebenso die Familienumgrenzung und -Anordnung.

v. d. B. et Lac., *muricatum* v. d. B. et Lac., *orthorrhynchum* v. d. B. et Lac., *papillifolium* v. d. B. et Lac., *philippinense* v. d. B. et Lac., *torquescens* v. d. B. et Lac., *Vrieseanum* v. d. B. et Lac.

Fam. **Leskeaceae:** *Thuidium recognitum* Lindb.

Fam. **Hypnaceae:** *Hygroamblystegium fallax* Loeske, *filicinum* Loeske; — *Campylium stellatum* Lang. et C. Jens.; — *Ctenidium polychaetum* Broth.; — *Macrothamnium javense* Fleisch.; *Stereodon hamulosus* Lindb., *homaliaceus* Broth., *pratensis* Warnst., *pseudopratensis* Broth.

Fam. **Sematophyllaceae:** *Sematophyllum falcifolium* Fleisch.; — *Piloecium pseudorufescens* C. M.

Fam. **Brachytheciaceae:** *Pleuropus* (*Palamocladium*) spec. nach Fleischer (7, pag. 427); — *Camptothecium alsioides* Kindb., *Amesiae* Ren. et Card., *arenarium* Jaeg., *aureum* Bryol. eur., *auriculatum* Broth., *caucasicum* Limpr., *corticola* Kindb., *dolosum* Ren. et Card., *Geheebii* Kindb., *leucodontoides* Kindb., *lutescens* Bryol. eur., *lutescens* var. *fallax* Breidl., *megaptilum* Sull., *Nuttalli* Bryol. eur., *oenum* Jaeg., *pinnatifidum* Jaeg.; — *Eurhynchium diversifolium* Bryol. eur., *striatum* Schimp., *strigosum* Bryol. eur.

Einige weitere Angaben, z. B. für *Ditrichum tortile* und für einige weitere *Fissidens*-Arten, beruhen wohl auf unscharfer Trennung von Rhizautözie und Pseudautözie. Zwergige männliche Pflanzen sind natürlich nicht ohne weiteres als Zwergmännchen zu bezeichnen. Man sollte eigentlich auch die männlichen Gametophyten der phyllodiözischen Moose nicht Zwergmännchen nennen, sondern diese Bezeichnung nur für die pseudautözischen zwergigen männlichen Gametophyten anwenden.

Lorch hat in seiner mehrfach angezogenen Arbeit vergeblich bei den *Polytrichaceen* nach Zwergmännchen gesucht. Er schreibt wörtlich: „Die Möglichkeit, daß auch manche *Polytrichaceen*, besonders solche, deren Stämmchen mit üppigem Rhizoidenfilz umgeben und zu sehr dichten und zugleich ausgedehnten Rasen vereinigt sind, sogenannte „Zwergmännchen" hervorbringen können, war von vornherein nicht ausgeschlossen, ich habe aber solche trotz eifrigen Suchens nicht auffinden können." Mir erscheint dieses negative Ergebnis Lorchs durchaus nicht überraschend. Jene *Polytrichaceen* mit dichtem Rhizoidenfilz, bei denen Lorch das Vorkommen von Zwergmännchen für möglich erachtete, sind heterothallisch; es könnten also nur phyllodiözische Zwergmännchen in Frage kommen, nach denen Lorch ja auch suchte, da er nur solche kennt. Daß diese aber bei den in Rede stehenden *Polytrichaceen* auftreten sollten, war bei dem reichlichen Vorkommen von kräftigen, den weiblichen in nichts nachstehenden männlichen Gametophyten bei diesen Moosen doch wohl ausgeschlossen. Es fehlt den *Polytrichaceen* doch offensichtlich die innere Möglichkeit zur Ausbildung von Zwergmännchen, auch wenn die äußeren Bedingungen hierzu für einzelne Sporen gelegentlich gegeben wären.

Um noch einmal die wesentlichen Charaktere der Heterothallie kurz zusammenzufassen, muß gesagt werden:

Heterothallisch sind jene Moose, bei denen schon in der Spore eine Trennung der Geschlechter stattgefunden hat; so daß aus der einen Spore nur männliche, aus einer anderen dagegen nur weibliche Gametophyten hervorgehen, Gametophyten, deren Geschlecht sich nicht mehr ändert und sich auf vegetative Nachkommen unverändert vererbt.

Bei der Heterothallie der Bryophyten können zwei Fälle unterschieden werden je nach der Ausbildung der Sporen, und zwar:

a) isospore Heterothallie, bei welcher die Sporen nicht differenziert sind, und

b) heterospore Heterothallie, bei welcher wir schon der Größe nach männliche und weibliche Sporen unterscheiden können.

Als homothallisch hingegen sind alle jene Bryophyten zu bezeichnen, bei denen die Gametophyten bisexuell sind. Aus einer Spore entstehen sowohl männliche als auch weibliche Gametophyten, oder es werden zwittrige Gametophyten gebildet; diese Eigenschaft wird auf alle Abkömmlinge, auch auf die vegetativen, übertragen.

Bei den homothallischen Moosen sind nach meiner Auffassung die Geschlechtspotenzen in der Regel labil und daher sind sie leicht zu beeinflussen. Die pseudautözischen Moose allerdings befinden sich „auf dem Wege zur Heterothallie", aber die Scheidung der Geschlechtspotenzen ist noch keine völlige, das entgegengesetzte Geschlecht ist latent noch in allen Zellen vorhanden. Aber nur durch ganz besondere Bedingungen kann es gelegentlich in Erscheinung treten. Ähnlich dürfte es sich auch bei einer Reihe von polygamen Moosen verhalten, die in der Regel getrenntgeschlechtliche Gametophyten in reinen Rasen zeigen, ausnahmsweise aber auch gelegentlich zwittrige Gametangien ausbilden.

Was die Verteilung der Geschlechtsorgane bei den homothallischen Moosen betrifft, so wären zuerst jene Fälle zu unterscheiden, bei denen die Antheridien und Archegonien auf verschiedene Gametophyten (die jedoch aus ein und demselben Protonema hervorgegangen sind) verteilt sind. Es gehört hierher vermutlich eine ganze Reihe von Arten, die bisher mit den heterothallischen zusammen zu den diözischen gerechnet worden sind. Es dürfte sich vor allem um die nur gemischtrasig wachsenden diözischen Moose handeln, bei denen wohl angenommen werden muß, daß die weiblichen und männlichen Gametophyten einem Protonema entsprangen.

Ich bringe für diese Art der Verteilung der Geschlechtsorgane die Bezeichnung pseudoheterothallisch in Vorschlag. Pseudoheterothallisch ist demnach ein Moos, bei dem aus einem Protonema getrennte männliche und weibliche Gametophyten entstehen.

Einen (eigentlich ganz unwesentlichen) Spezialfall der Pseudoheterothallie bildet die Rhizautözie LINDBERGs, bei welcher das die Geschlechtspflanzen tragende Protonema nicht wie bei den meisten Moosen nach Bildung der Moospflanze abstirbt, sondern ausdauernd ist, ein Verhalten, welches z. B. für die Gattungen *Ephemerum, Ephemerella, Discelium, Ephemeropsis* und für eine Reihe kleiner *Fissidens*-Arten bekannt ist. Eine scharfe Grenze zwischen der Rhizautözie und der Pseudoheterothallie besteht jedoch nicht, da selbstredend in der Jugend alle pseudoheterothallischen Arten rhizautözisch sind, da in der Jugend bei allen Arten die Protonemafäden zwischen den einzelnen Gametophyten noch unzerstört sind.

Auch die Pseudautözie LINDBERGs ist eine Form der Pseudoheterothallie. Es entstehen in diesem Falle, wie schon betont, die männlichen Gametophyten nicht oder nur teilweise mit den weiblichen Pflanzen gleichzeitig am primären, aus der Spore hervorgegangenen Protonema, sondern die männlichen Pflanzen (oder wenigstens ein Teil derselben) entwickeln sich auf Adventivprotonemata der weiblichen Pflanze; es entstehen hier auf der weiblichen Pflanze die bekannten Zwergmännchen. Eine Liste derjenigen Moose, bei welchen solche Zwergmännchen bekannt sind, wurde weiter oben gegeben. Die Pseudautözie ist also scharf von der Rhizautözie zu trennen; denn bei dieser entstehen die zwar auch manchmal recht kleinen männlichen Gametophyten am primären Protonema. Daß es sich bei der Pseudautözie um eine pseudoheterothallische Verteilungsform der Geschlechtsorgane handelt, ist wohl einleuchtend, da ja auch in diesem Falle aus einer Spore männliche und weibliche Gametophyten hervorgegangen sind.

Die zweite Form der Verteilung der Geschlechtsorgane bei den homothallischen Bryophyten ist jene, bei der beiderlei Geschlechtsorgane auf ein und demselben Gametophyten gebildet werden, wobei die Anordnung dieser Organe in bezug aufeinander im fertigen Zustand eine verschiedene sein kann. Es handelt sich hier also um alle jene Moose, deren Geschlechterverteilung LINDGERG als cladautözisch, goniautözisch, parözisch, synözisch und, falls Kombinationen dieser Fälle vorliegen, als heterözisch bezeichnete, um jene Art der Geschlechterverteilung, die man früher und wohl auch noch jetzt als monözisch bzw. als hermaphroditisch bezeichnet. Daß Rhizautözie und Pseudautözie nicht hierher, sondern zur Pseudoheterothallie gehören, wurde eben ausgeführt.

Ich schlage vor, alle obigen verschiedenen Endergebnisse ein und desselben Verteilungsmodus als homözisch zu bezeichnen, da ja hier im Gegensatz zu den früher besprochenen Fällen der Heterothallie und der Pseudoheterothallie die Geschlechtsorgane den gleichen Gametophyten „bewohnen". Inwiefern die obigen von LINDBERG unterschiedenen Typen tatsächlich in entwicklungsgeschichtlicher Beziehung lediglich verschiedene Endergebnisse ein- und derselben Verteilungsart sind, wird noch darzustellen sein.

Eine Mittelstellung zwischen der pseudoheterothallischen und der homözischen Geschlechterverteilung bilden die polyözischen Moose LINDBERGs, bei denen teils eingeschlechtliche, teils zwittrige Gametophyten auftreten. Diese Moose sind selbstredend als homothallisch zu bezeichnen, da ihre Gametophyten die Fähigkeit besitzen, beiderlei Geschlechtsorgane zu erzeugen. Falls man es nicht vorzieht, die in Frage kommenden Formen als „pseudoheterothallisch und homözisch" zu bezeichnen, wie dies ähnlich, d. h. mit den LINDBERGschen Termini bisher schon öfter geschieht, so wäre die Bezeichnung „polyözisch" für diese Fälle beizubehalten.

Wir sind noch keineswegs darüber unterrichtet, ob sich in der verschiedenen Ausbildung der Geschlechterverteilung bei den polyözischen Moosen etwa Rasseeigentümlichkeiten ausprägen, indem die eine Rasse eines polyözischen Mooses pseudoheterothallisch, eine andere Rasse homözisch ist, oder ob die beiden verschiedenen Verteilungsarten wechselweise je nach den auf die betreffenden Protonemata oder auch Gametophyten einwirkenden äußeren Einflüssen auftreten. Wahrscheinlich dürften beide Fälle verwirklicht sein.

Bei den homothallischen Moosen sind infolge der bisexuellen Anlage der Gametophyten übrigens Abweichungen von der für eine Art normalen Verteilungsart der Geschlechtsorgane immer möglich und auch schon oft beobachtet worden. Etwas absolut Konstantes muß dagegen die Verteilungsart der Gametangien bei den heterothallischen Moosen sein, und im Hinblick darauf wäre LOESKEs eingangs zitierte schroffe Ablehnung des systematischen Wertes der Verteilung der Geschlechtsorgane ein wenig einzuschränken. Bei einem heterothallischen Moose können keine synözischen Geschlechtsstände auftreten. Werden solche aber gelegentlich gefunden, so muß das betreffende Moos allerdings deswegen nicht eine auf den abweichenden Blütenstand begründete andere Art sein, aber es kann nicht als heterothallisch angesprochen werden, sondern ist homothallisch, speziell pseudoheterothallisch bzw. polyözisch.

Wir haben also, wie die bisherigen Auseinandersetzungen dartun sollten — in tabellarische Übersicht gebracht —, folgende verschiedene Typen der Geschlechterverteilung zu unterscheiden:

I. Die Geschlechtsdifferenzierung tritt schon in der Spore ein, Protonemata und Gametophyten also streng unisexuell	**Heterothallie.**
1. ♂ und ♀ Sporen morphologisch nicht verschieden	*isospore Heterothallie.*
2. ♂ und ♀ Sporen in der Größe verschieden	*heterospore Heterothallie.*
II. Spore nicht sexuell differenziert, sondern wie auch das Protonema und der Gametophyt bisexuell . .	**Homothallie.**
1. ♂ und ♀ Geschlechtsorgane auf verschiedene Gametophyten verteilt.	**Pseudoheterothallie.**
a) Protonema ausdauernd .	*Rhizautözie.*
b) Protonema vergänglich .	*Eu-Pseudoheterothallie.*
c) kleine ♂ Gametophyten aus sekundärem Protonema ♀ Gametophyten	*Pseudautözie.*
2. ♂ und ♀ Geschlechtsorgane auf ein und demselben Gametophyten	**Homözie.**
3. Geschlechtsorgane teils auf einem, teils auf getrennten Gametophyten	**Polyözie.**

Wenn wir uns nun die Frage vorlegen, welche Verteilungsart als die ursprünglichere anzusehen ist und welche als davon abgeleitet gelten können, so muß im Auge behalten werden, daß die Bryophyten nicht monophyletischen Ursprungs zu sein brauchen und wohl auch nicht sind. Es sind diese Fragen aber noch gänzlich ungeklärt, der Anschluß, der Bryophyten „nach unten“ liegt noch völlig im Dunkeln. Wir sind aber doch wohl berechtigt, die Bryophyten von Algen oder wenigstens von algenähnlichen Formen abzuleiten.

Die Rhizautözie dürfte als die primitivste Verteilungsart anzusehen sein. Es dürften also bei den „Urmoosen“ an einem ausdauernden Protonema teils männliche, teils weibliche kleine Gametophyten angelegt worden sein. Es soll hiermit, was ausdrücklich bemerkt werden muß, jedoch keineswegs behauptet werden, daß jene Moose, bei denen wir heute ein langlebiges Protonema finden, nun auch die urtümlichsten, die phylogenetisch ältesten seien. Das könnte allenfalls für *Discelium nudum* zutreffen, ist aber keineswegs z. B. für *Ephemerum* richtig. Bei dieser Gattung haben wir sicher eine Rückbildung aus höherstehenden Formen vorliegen, wie es GOEBEL näher erörtert hat.

Durch Abkürzung der Lebensdauer des Protonemas, dessen assimilatorische Mithilfe (biologisch gesprochen) die Gametophyten entbehren konnten, da sie selber erstarkt waren, wurde die Verteilungsart eupseudoheterothallisch. Kausal dürfte die Hinfälligkeit des Protonemas damit zusammenhängen, daß die dichtstehenden und dichtbelaubten Gametophyten diesem das Licht und damit die Lebensmöglichkeiten wegnehmen. In der Tat haben die rhizautözischen Moose sehr zerstreut stehende Gametophyten, und eine Reihe von Moosen ist erst auf einem sehr späteren Stadium der Rasenbildung nicht mehr rhizautözisch. Langlebiges Protonema findet sich auch bei heterothallischen und pseudoheterothallischen Moosen vor, deren Gametophyten in nur lockeren Verbänden stehen, z. B. bei *Pogonatum aloides* und *nanum*, zwischen dessen zerstreut stehenden Gametophyten die grünen Protonemafäden jahrelang sichtbar bleiben.

Überhaupt brauchen wir uns nicht notwendig vorzustellen, daß sich das primäre, d. h. der Spore entstammende, Protonema durch die Gametophytenbildung erschöpfe und absterbe. Es ist dies nur der Fall in der Mitte der dichten Rasen (— und das Absterben dürfte auch hier nicht auf Erschöpfung beruhen —); in den Randzonen bleibt das primäre Protonema öfters lange erhalten und erzeugt ringartig weiterwachsend noch lange neue Gametophyten. Genaueres über die Lebensdauer des primären Protonemas ist jedoch nicht bekannt, vermutlich übernimmt bei vielen Moosen sekundäres Protonema aus der Basis der Stämmchen bald seine Stelle. Bekannt ist lediglich durch KLEBS' Untersuchungen, daß primäres Protonema, welches unter Bedingungen kultiviert wird, die zur Anlage von Gametophyten nicht genügen, lange Zeit (über 2 Jahre) am Leben erhalten werden kann. Bei einer ganzen Reihe von Moosen geht übrigens die Erneuerung des Rasen nicht vom Protonema, sondern von einem Rhizom oder von schlafenden Augen der Basalteile der älteren Gametophyten aus.

Daß bei manchen Arten an sekundärem Protonema zwergige männliche Gametophyten entstehen (Pseudautözie), ist doch wohl eine später erworbene Modifikation und deutet wohl in der schon betonten Weise eine beginnende stärkere Differenzierung an.

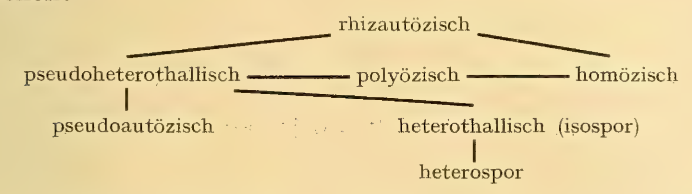
Die Verlegung der geschlechtlichen Differenzierung in die Reduktionsteilungen anläßlich der Sporenbildung ließ die Heterothallie in Erscheinung treten, deren „höchste Stufe" die Heterosporie darstellen würde.

Die ursprünglich rhizautözische Verteilung variierte aber auch in der entgegengesetzten Richtung. Während bei der Pseudoheterothallie und Heterothallie die Tendenz besteht, die einzelnen Geschlechter immer selbständiger zu gestalten, führte die Rhizautözie in einer anderen Abänderungsrichtung zum geraden Gegenteil, zur Homözie. Bei *Ephemerum serratum* z. B. sehen wir die beiden Gametophyten entgegengesetzten Geschlechts zwar noch jeden selbständig einem Protonema-Aste aufsitzen, aber doch einander sehr genähert. Geht diese Annäherung noch weiter, so kann der eine Gametophyt als Knospe eines anderen erscheinen und schließ-

lich in der Tat eine Knospe sein, wie dies in den Gattungen *Fissidens* und *Rhizogonium* verwirklicht ist. Das Endergebnis dieser Entwicklungsreihe ist somit ein Zusammenverlegen der beiderlei Geschlechtsorgane auf einen Gametophyten, im extremsten Falle in ein von einer gemeinsamen Hülle umschlossenes Gametangium.

Die polyözischen Moose mit ihrer labilen Geschlechterverteilung stehen in der Mitte zwischen beiden Hauptentwicklungsrichtungen der Rhizautözie. Bei ihnen ist die einzuschlagende Richtung nicht entschieden und fixiert.

Graphisch würden sich diese Verhältnisse folgendermaßen darstellen:



Ehe gezeigt werden soll, auf welche Weise die synözischen und parözischen Geschlechtsstände LINDBERGs sich aus dessen autözischer Verteilungsart ableiten, so daß wir berechtigt sind, Synözie und Parözie lediglich als Formen der LINDBERGschen Autözie anzusprechen, muß noch auf einen weiteren Punkt eingegangen werden, auf die Verzweigungsverhältnisse. Die hauptsächlichste Unterscheidung zwischen den verschiedenen Arten von Geschlechtsständen scheint mir nämlich in der Art deren Verzweigung zu liegen, ein Unterschied, der sich natürlich auch bei den eingeschlechtlichen Ständen der pseudoheterothallischen und heterothallischen Moose wiederfindet, sofern diese Verzweigungssysteme darstellen.

Die eine Reihe von Geschlechtsständen entwickelt sich streng monopodial, bei der anderen dagegen liegen Sproßverkettungen vor, die polytomischen, pseudodichotomischen oder sympodialen Charakter tragen. Wenn nicht damit der leidige Konflikt mit dem Ausdrucke „Blütenstand" wieder hinterrücks eingeführt würde, wäre man geneigt, im ersteren Falle von einer botrytischen, im zweiten von einer cymösen Verzweigung zu sprechen. Diese Verschiedenheiten in der Ausbildung der Verzweigungssysteme seien an zwei typischen Vertretern näher erläutert:

Nach VAUPELs (36) Untersuchungen ist der Geschlechtsstand von *Catharinaea undulata* aufzufassen als zusammengesetzt aus männlichen Teilständen, die an den Stellen, an denen Seitenzweige angelegt werden, stehen und als reduzierte Zweige aufzufassen sind. Die Scheitelzelle der Hauptachse wird nicht aufgebraucht. Aus ihr entsteht bekanntlich in der nächsten Vegetationsperiode ein Sproß, der (in der Regel) mit einem weiblichen Gametangium abschließt. Wir haben hier also ein Monopodium vorliegen, die Hauptachse mit den weiblichen Geschlechtsorganen abschließend, die Nebenachsen mit Antheridien.

Funaria hygrometrica weist dagegen einen ganz anderen Sproßaufbau auf. Hier schließt die Hauptachse mit einem Antheridienstand ab. Unterhalb dieses Standes, jedoch nicht in einer bestimmten Höhenregion der Achse I. Ordnung, entsteht in der Regel ein (manchmal aber auch mehrere Seitensprosse, doch handelt es sich dabei bei *Funaria* um Störungen, wie noch zu zeigen sein wird) Seitensproß, der sich in die Verlängerung der Hauptachse stellt, sie und damit auch den Antheridienstand mehr oder weniger zur Seite drängt, und der mit einem Archegonienstande abschließt. Wir haben hier also ein typisches Sympodium vorliegen.

Fig. 1.
Funaria hygrometrica Sibth.
Längsschnitt durch ein zwittriges Gametangium, das junge Sporogon rechts erscheint deutlich als reduzierter Seitenzweig des mit Antheridien abschließenden Hauptastes.

Hervorzuheben wäre übrigens noch zur Verdeutlichung des Unterschiedes zwischen sympodialer und monopodialer Anordnung, daß es sich natürlich nicht darum handelt, daß in dem einen Fall die Antheridien, in dem anderen Fall die Archegonien den Hauptsproß abschließen, sondern darum, daß bei der sympodialen Anordnung der Hauptsproß übergipfelt wird. In der Regel wird nun allerdings der weibliche Sproß als der langlebigere den männlichen übergipfeln, so daß der Einfachheit wegen die Ausdrücke „männlich" und „weiblich" substituiert werden können, und bei dem sympodialen Aufbau ist in der Tat immer der weibliche Sproß ein Nebensproß des männlichen, bzw. bei weitergehender Sproßverkettung als von nur zwei Achsen ist nur der letztausgegliederte Seitensproß ein weiblicher. Es werden hier zwar öfters unter dem männlichen Gametangium mehrere Seitensprosse entwickelt, dann meist zwei, seltener drei. Es sind also beim sympodialen Typus normalerweise nur drei unter dem männlichen Gametangium stehenden Segmente befähigt, Seitensprosse zu bilden, die übrigen Sproßanlagen, wenn solche vorhanden sind, werden korrelativ zurückgehalten werden. Meist werden sogar alle Sproßanlagen bis auf eine nicht zur Entwicklung gebracht. Werden mehr als ein Seitensproß entwickelt, so erhalten wir pleiotomischen, bei zwei Sprossen pseudodichotomischen Aufbau.

Über die Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsstände der Moose liegen bisher nur einige wenige Arbeiten vor. Es haben sich mit dieser Frage LEITGEB (17), GOEBEL (12, 13), VAUPEL (36) und SATTER (31) beschäftigt. An Hand dieser Arbeiten, die natürlich nur einige wenige Arten behandeln, ist es einigermaßen schwierig, eine der Entwicklungsgeschichte gerecht werdende Auffassung der homözischen Geschlechtsstände zu gewinnen. Die folgenden Ausführungen, die mehr auf Analogieschlüssen und theoretischen Erwägungen, als auf eigenen Untersuchungen beruhen, beanspruchen daher nicht, ein endgültiges Bild der einzelnen Typen der Geschlechtsverteilung zu geben.



Fig. 2.

Funaria hygrometrica Sibth.

Reichverzweigtes Exemplar. Der Sproß I schloß mit einem Antheridienstand ab. II Achsen 2. Ordnung, III 3. Ordnung.

Aus beiden Formen der Verzweigung, aus der monopodialen sowohl wie aus der sympodialen, lassen sich parözische und synözische Gametangien zwanglos ableiten. Entwicklungsgeschichtlich sind diese beiden Gruppen LINDBERGs sicherlich polymorph, gerade so wie LINDBERG als autözisch die verschiedensten unterschiedlichen Verteilungsarten bezeichnete.

Gehen wir zur Verständlichmachung dieser Dinge zunächst wieder von *Funaria* aus. Wie oben bemerkt, entspringt der die Archegonien tragende Seitensproß nicht in einer konstanten Höhe des Hauptsprosses; ganz im Gegenteil, sein Ursprung ist ein in den weitesten Grenzen variabler. Entspringt dieser Seitensproß, wie es die Regel ist, in einer mehr oder minder großen Entfernung von dem den Gipfel des Sprosses I. Ordnung einnehmenden Antheridienstand, so daß dieser, wenn auch dem flüchtigen Blick als Seitensproß erscheinend, doch deutlich gestielt ist, so wäre die Geschlechtsverteilung mit LINDBERG als cladautözisch zu bezeichnen. Sobald aber der Seitensproß dicht unter dem männlichen Gametangium seinen Ursprung von der Hauptachse nimmt, so daß dieses als seitliche Knospe einer weiblichen Achse erscheint, so müßte die Geschlechtsverteilung mit LINDBERG als goniautözisch bezeichnet werden.

Bei *Funaria* kommen solche Verhältnisse, wenn auch selten, vor. Als Regel erwiesen sie sich nach SATTERs Untersuchungen für *Phascum cuspidatum,* und höchstwahrscheinlich entstehen nach SATTER auch bei den übrigen *Pottiaceae,* dann bei den *Grimmiaceae, Orthotrichaceae, Meeseaceae, Bartramiaceae* und *Funariaceae* die goniautözischen Verteilungsverhältnisse auf die gleiche Art und Weise. Es handelt sich in allen diesen Fällen um eine goniautözische Verteilungsart, die entstanden ist dadurch, daß der Folgesproß eines Sympodiums dicht unter der Gipfelknospe seines Tragsprosses entsprang.



Fig. 3.
Funaria hygrometrica Sibth.
Sehr starke und dicht stehende Verzweigung an einem entgipfelten Steckling *(a)*, dem die Blätter belassen worden waren. Die neuangelegten Seitenachsen haben noch keine Geschlechtsorgane angelegt.

Ein parözischer Geschlechtsstand ist aus diesem Verhalten derart abzuleiten, daß die Ausgliederung der Nebenachse unter gleichzeitiger Verkürzung zeitlich noch später, d. h. noch weiter oben an der relativen Hauptachse erfolgt, so daß diese Nebenachse teilweise noch in das männliche Gametangium zu stehen kommt. Wir haben dann am Gipfel des Sprosses ein gemischtgeschlechtliches Gametangium oder auch ein rein weibliches, darunter mit eigenen Brakteen ein mehr oder weniger reduziertes männliches Gametangium. Dieses und die etwa in der scheinbaren Gipfelknospe stehenden Antheridien stellen die relative Hauptachse dar, die gipfelständigen Archegonien die Nebenachse. Dem sympodialen Aufbau gemäß stehen die Archegonien ursprünglich nicht völlig zentral am Gipfel, sondern etwas seitlich verschoben, also auf einem Sektor der Horizontalprojektion des Gipfels. Daran müßte, wenigstens auf einem frühen Stadium, ein sympodial aufgebautes parözisches Gametangium zu erkennen sein. Später können Verschiebungen durch das Wachstum und Scheiteltorsionen eintreten, so daß diese Verhältnisse nicht mehr klar zu erkennen sind. Ein Beispiel für ein solches Verhalten ist mir nicht bekannt, doch dürfte es sich bei Vertretern der nach SATTER oben aufgeführten Familien auffinden lassen.

Synözisch wird das Gametangium, wenn die Ausgliederung der Seitenachse so spät erfolgt, daß sie völlig in den Bereich des männlichen Gametangiums des relativen Hauptsprosses fällt, wie dies SATTER (31) für *Archidium* nachweisen konnte. Auch hier muß ursprünglich der Seitensproß etwas lateral verschoben, d. h. in der Horizontalprojektion sektorial liegend erscheinen.

Auf solche Art und Weise sind sicherlich übrigens auch die sogenannten „Zwitterblüten" von *Funaria* aufgebaut. Solche zwittrigen Gametangien sind bei *Funaria* nicht gerade selten und auch schon häufiger beobachtet worden. GOEBEL (9, pag. 849, Anm.) ist geneigt, sie als einfache und nicht als zusammengesetzte Gametangien anzusprechen, indem er wohl annimmt, daß sie entstehen an Gametophyten, die schon derart erstarkt sind, daß schon die erste Achse zur Archegonienbildung ausreichende Stoffe gebildet hat. Gestützt würde diese Auffassung durch die Tatsache, daß, soweit ich wenigstens beobachtete, in solchen zwittrigen Gametangien sich nur ein einziges Archegon befindet. Es spricht dies jedoch auch keineswegs gegen die Annahme, daß hier doch ein zusammengesetztes Gametangium vorliegt; denn bei einer so weit oben erfolgenden Ausgliederung des Seitensprosses, der nicht zur Anlage von Blättern, sondern sofort zur Anlage von Archegonien schreitet, stehen für diese Archegonien lediglich die durch die (männliche) Hauptachse gebildeten Assimilate zur Verfügung, und daß diese nicht so reichlich sind, wie die durch einen starken (weiblichen) Beisproß mit großen kräftig assimilierenden Blättern gebildeten sind, liegt doch wohl auf der Hand.

Entscheidend in dieser Hinsicht scheint mir aber der in Fig. 1 dargestellte Fall zu sein, den ich der Liebenswürdigkeit des Herrn cand. phil. ELTZMANN verdanke. ELTZMANN fand unter *Funaria*-Pflänzchen, die er aus anderen Gründen untersuchte, das abgebildete Zwittergametangium, welches deutlich zeigt, daß an ihm das Archegon seitlich angelegt worden ist. (Die Figur ist nach dem Längsschnitt ELTZMANNs gezeichnet, das Präparat befindet sich in meiner Verwahrung.) Wäre das gemischtgeschlechtliche Gametangium von *Funaria,* wie GOEBEL annehmen zu sollen glaubt, einfach und nicht in der hier vorgetragenen Weise zusammengesetzt, so wäre das Archegon sicherlich am Orte des am meisten geförderten Wachstums, d. h. zentral aus der Scheitelzelle des Hauptsprosses, hervorgegangen, während im vorliegenden Falle, ganz wie SATTER es für *Phascum* und *Archidium* angibt, doch offenbar die Scheitelzelle der Hauptsprosse zur Bildung des ersten Antheridiums aufgebraucht wurde und das einzige Archegonium aus der Scheitelzelle eines Seitensprosses hervorgegangen ist.

Dieselbe sympodiale Entstehungsart gemischter Gametangien nimmt SATTER übrigens auch für die an den letzten Aussprossungen von *Amblyodon dealbatus* häufig auftretenden Zwittergametangien an. Leider stand mir kein Material dieser Art zur Verfolgung dieser Angaben zur Verfügung; *Amblyodon* dürfte durch die Häufigkeit des Auftretens von zwittrigen Gametangien zu entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen recht tauglich sein.

Im Vorstehenden haben wir die sympodiale Entwicklungsreihe der homözischen Geschlechterverteilung von der cladautözischen zur synözischen verfolgt. Was nun die postulierte monopodiale Reihe anlangt, so sind wir hier bei der Lückenhaftigkeit der bisherigen Forschungen noch mehr als bei der sympodialen Reihe auf Vermutungen angewiesen.

Cladautözisch bzw. goniautözisch monopodial aufgebaut sind z. B. die Gametophyten von ***Rhizogonium*** und von einigen ***Fissidens***-Arten. Hier steht in der Tat das männliche Gametangium auf einem Seitensproß der weiblichen Hauptachse. Das gleiche gilt für die „monözischen" ***Pleurocarpen*** mit dem Unterschied, daß hier auch die weiblichen Gametangien an Seitenachsen angelegt werden.

Bei *Catharinaea undulata* sehen wir nun, daß die Seitenachsen, welche die männlichen Gametangien tragen, verarmen, d. h. daß sie keine Blätter mehr ausgliedern, sondern lediglich auf einige Antheridien reduziert sind. Der durchwachsende Hauptsproß trägt das weibliche Gametangium. Wir haben hier also einen monopodial aufgebauten als parözischen bezeichneten Geschlechtsstand vorliegen.

Würde nun der Hauptsproß nicht vegetativ auswachsen, sondern ohne Ausgliederung von Blättern sofort zur Archegonbildung schreiten, so erhielten wir ein synözisches Gametangium, welches monopodial aufgebaut wäre. Etwas ähnliches finden wir in der Tat bei *Catharinaea Hausknechtii* verwirklicht, indem hier offenbar die Seitenzweige an ihrer Spitze Archegonien, aus unteren Segmenten Antheridien bilden. Entwicklungsgeschichtlich konnte der Geschlechtsstand dieses spärlich auftretenden Mooses allerdings bisher noch nicht untersucht werden; wie VAUPEL, so hatte auch ich leider kein ausreichendes Material. Nach meiner Auffassung ist der Geschlechtsstand der *C. Hausknechtii* aufzufassen als zusammengesetzt aus mehreren monopodial aufgebauten synözischen Gametangien.

Das charakteristische regelmäßige Auftreten mehrerer Sporogone an einem Gametophyten von *C. Hausknechtii* ließe sich meines Erachtens darauf zurückführen, daß diese zu synözischen Gametangien reduzierten Seitenzweige mehr oder weniger selbständig sind und daß jeder befähigt ist, ein Sporogon hervorzubringen, während bei *C. undulata* in der Regel bekanntlich nur ein Sporogon aus dem hier terminalen, am Hauptsproß stehenden, und wohl nicht zusammengesetzten weiblichen Gametangium entsteht.

Es führt diese Auffassung übrigens zu einer weiteren Vermutung. Bekanntlich herrscht bei den Laubmoosen eine eigentlich recht auffallende Konstanz bezüglich der Hervorbringung eines oder mehrerer Sporogone an einem weiblichen Gametangium. Obwohl dieses fast in allen Fällen mehrere Archegonien birgt, wird doch bei zahlreichen Arten fast regelmäßig nur eines befruchtet bzw. reift nur eines zum Sporogon heran, während bei den anderen Arten regelmäßig in einem Perichaetium mehrere

Sporogone entstehen. Als Beispiele seien außer den beiden *Catharinaea*-Arten noch *Dicranum scoparium* und *D. majus* genannt. In den ersteren Fällen werden die übrigen Archegonien, auch wenn sie befruchtet sein sollten, offenbar korrelativ in der Entwicklung gehemmt, und nur in Ausnahmefällen wird diese Hemmung vielleicht durch besonders reichliche Zufuhr von Baustoffen aufgehoben.

Meine Vermutung geht nun dahin, daß in den Fällen, in denen regelmäßig mehrere Sporogone in einem Perichaetium zur Ausbildung gelangen, das weibliche Gametangium zusammengesetzt sein könnte aus einem auf einzelne Archegonien oder Archegoniengruppen reduzierten Verzweigungssystem, während in dem entgegengesetzten Falle, daß normalerweise nur ein Archegon zur Sporenbildung schreitet, ein einfaches, nicht zusammengesetztes weibliches Gametangium vorliegen würde. Aus jedem der das zusammengesetzte weibliche Gametangium zusammensetzenden Zweige geht ein Sporogon hervor. Wenn ein solches Teilgametangium mehrere Archegonien birgt, so entwickelt sich auch hier in der Regel nur eines zum Sporogon, ebenso wie in dem nicht zusammengesetzten Gametangium jener Moose, die in der Regel nur ein Sporogon aus einer „Blüte" entwickeln.

Bemerkt werden soll hier noch, daß, da nach VAUPELs (36) Untersuchungen bei *Mnium undulatum* eine monopodiale Verzweigung im männlichen Gametangium vorliegt, eine solche auch für die synözischen Gametangien zahlreicher Arten der Gattung *Mnium* angenommen werden kann. Es lägen bei *Mnium* (und wohl auch bei *Bryum*) also monopodial aufgebaute synözische Geschlechtsstände vor.

Wir können also in der Tat auch eine monopodiale Entwicklungsreihe vom cladautözischen zum synözischen Gametangium verfolgen. Aber irgendwie weiter in diese Verhältnisse einzudringen, ist bei der Lückenhaftigkeit unserer heutigen Kenntnisse noch völlig unmöglich. Erst wenn weitere entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen von Geschlechtsständen vorliegen, auch von solchen der sogenannten pleurokarpen Moose, die noch gar nicht untersucht sind, ist ein tieferer Einblick zu erhoffen.

Nach meinen Beobachtungen (am fertigen Zustand allerdings) sind die beiden Arten der Verzweigung der Gametangien innerhalb weiterer systematischer Gruppen konstante. So glaube ich annehmen zu können, daß der sympodiale Aufbau für die *Pottiaceae*, *Grimmiaceae*, *Orthotrichaceae*, *Funariaceae*, *Bartramiaceae* und *Meeseaceae* typisch ist, während die Gametangien der *Bryaceae*, *Mniaceae* und *Polytrichaceae* monopodial aufgebaut sind. Sollte sich diese von mir angenommene systematische Konstanz der Verzweigungsart als richtig erweisen, so dürfte dieses Merkmal vielleicht in einigen Fällen zu einer anderen systematischen Gruppierung der Familien führen. Zur Zeit reichen unsere Kenntnisse der einschlägigen Verhältnisse aller-

dings bei weitem nicht zu irgendwelchen Schlußfolgerungen. Es sollte hier lediglich auf Möglichkeiten hingewiesen und zu Untersuchungen angeregt werden.[1])

Experimenteller Teil.

Im folgenden sollen nur einige wenige Versuche mit *Funaria hygrometrica* beschrieben werden, welche unternommen wurden in der Absicht, die Abhängigkeit der Bildung männlicher und weiblicher Geschlechtsorgane von der Ernährungslage der Gametophyten darzutun.

Es wurde bei der Versuchsanstellung von der schon vorgetragenen Erwägung ausgegangen, daß zur Anlage von Antheridien offenbar weniger Baustoffe oder solche geringerer Qualität erforderlich seien, als zur Bildung von Archegonien. Es mußte also versucht werden, einerseits Kulturen unter so ungünstige Bedingungen zu stellen, daß zwar die Anlage von Antheridien noch erfolgen, weibliche Organe aber nicht auftreten konnten, und es mußte nun so kultiviert werden, daß die Antheridien auch an Stellen angelegt wurden, an denen unter normalen Bedingungen Archegonien zu entstehen pflegen. Andrerseits mußte versucht werden, Archegonien an Stellen zur Anlage zu bringen, an denen sonst Antheridien entwickelt werden.

Daß Kulturbedingungen auch so schlecht sein können, daß keinerlei Geschlechtsorgane angelegt werden, ja nicht einmal Gametophyten am Protonema entstehen, hat KLEBS (16) gezeigt. Es glückte ihm bekanntlich, *Funaria* über 2 Jahre lang auf dem Protonemastadium, dem Jugendstadium, zu erhalten, indem er seine Kulturen in einiger Entfernung vom Fenster des Versuchszimmers, also unter ungünstigen Beleuchtungs-, d. h. Ernährungsbedingungen, aufstellte. Nach den Untersuchungen von KLEBS ist also das Licht ein Hauptfaktor zur Anregung der Entwicklung von Gametophyten. Schlecht beleuchtetes Protonema assimiliert natürlich weniger kräftig und erlangt daher nicht oder erst sehr spät die nötigen Baustoffe zur Anlage der Gametophyten, wie denn LINDBERG (20, pag. 53) ganz treffend das Protonema als „état de nourrice", als Nährstadium, bezeichnet.[2])

Ferner wies KLEBS nach, daß das durch Aussaat von *Funaria*-Sporen erhaltene Protonema im günstigsten Falle nach 4—5 Wochen Gametophyten zu entwickeln beginne, während sich an Adventivprotonema, welches durch Auslegen von *Funaria*-Blättern gewonnen wurde, schon in den ersten 8 Tagen „Moosknospen" (sit venia verbo) entwickelten. Es dürfte, wie auch schon KLEBS

---

[1]) Zur diagnostischen, kurzen Bezeichnung der Geschlechtsstände sind die Lindbergschen Termini nach wie vor vortrefflich geeignet. Wenn im Auge behalten wird, daß Lindbergs Einteilungsprinzip ein rein künstliches ist, so wird dieser ihm anhaftende Fehler ja auch keinen Schaden anrichten können.

[2]) Ein Verweilen auf dem Protonemastadium bei zu geringer Beleuchtung ist auch für *Schistostega osmundacea* bekannt.

betonte, dies darauf zurückzuführen sein, daß dem Adventivprotonema die Assimilationstätigkeit des Blattes mit zur Verfügung steht, es also früher erstarkt.

BOODLE (2) hat die in Vergessenheit geratene Kenntnis der älteren Moossystematiker gegenüber irrigen Vorstellungen wieder zur Anerkennung gebracht, wonach *Funaria* nicht „diözisch", sondern „autözisch" ist. Damit decken sich auch völlig JANZENs (15) und meine Kulturergebnisse. *Funaria hygrometrica* ist im ersten Stadium männlich; der am Protonema entwickelte Gametophyt schließt mit einem Antheridienstand ab. Nach Ausbildung dieses Antheridienstandes wächst ein an der Hauptachse schon früh angelegter Seitensproß heran, übergipfelt bald den Hauptsproß, diesen mehr oder weniger zur Seite drängend, und schließt mit einem Archegonienstande ab.

In der Regel baut sich ein *Funaria*-Gametophyt also aus zwei Sprossen auf, einem männlichen Hauptsproß und einem weiblichen Beisproß. Daß aber auch reichlicher verzweigte *Funaria*-Gametophyten vorkommen, ist schon länger bekannt; auch BOODLE und JANZEN erwähnen sie. Es ist mir aber nichts über die Verteilung der Geschlechtsorgane an solchen reicher verzweigten Gametophyten bekannt geworden. Meiner Vermutung nach mußten alle Achsen bis auf die letzten mit männlichen Gametangien und nur diese letzten jüngsten Achsen eventuell mit Archegonienständen abschließen.

Ein zufälliger Fund hat diese Vermutung völlig bestätigt, noch ehe der experimentelle Nachweis erbracht war. Ich fand in einer durch verfaultes Stroh überdachten Austiefung einer Seitenwandung eines Komposthaufens in der Umgebung Münchens im letzten Herbste einen Rasen von *Funaria*, dessen einzelne Gametophyten in ihrem feucht-schattigen Versteck nicht nur eine ungewöhnliche Länge erreicht hatten, sondern die auch reich verzweigt waren. Alle Zweige schlossen mit Antheridienständen ab, oder waren noch steril. Jedoch konnte man auch an den sterilen Zweigen, soweit wenigstens sie schon ausgewachsene Blätter trugen, unschwer erkennen, daß auch sie in Kürze zur Antheridienbildung schreiten würden; die Stellung der Blätter am Gipfel weiblicher Äste ist eine ganz andere, auch hatten jene Äste ihrerseits wieder Seitentriebe, oft sogar mehrere angelegt.

Ein freipräpariertes solches *Funaria*-Pflänzchen zeigt Fig. 2, wobei bemerkt werden muß, daß es nicht ausgeschlossen ist, daß auch dieses ganze Verzweigungssystem wiederum der Seitenzweig einer noch älteren Achse war. Die Basalteile der größeren Achsen waren nämlich teilweise völlig verfault und ließen einen etwaigen Zusammenhang nicht mehr erkennen, lösten sich auch bei der Präparation völlig in einen Brei auf.

In einer Reihe von Kulturen ging ich nun von diesem Material aus. Ganze Rasenstücke des Materials wurden in kleinen Blumentöpfen in Sand eingeschwemmt, damit sie festen Stand hatten, und, da sie gegen Austrocknung besonders empfindlich schienen, mit Glasglocken bedeckt. Diese Bedeckung wurde nach einigen

Tagen entfernt. Die Kulturen gediehen schlecht, die einzelnen Pflänzchen faulten an der Basis und trockneten am Gipfel ein. Manche legten sich um, so daß sich die Seitenknospen, wie dies ja auch normalerweise der weibliche Beisproß tut, mit Rhizoiden am Substrate befestigten und selbständig wurden. Außerdem bildeten die Rasen viel Protonema, und bald waren die Kulturen mit zahlreichen jungen Gametophyten bedeckt, die zur Bildung von Antheridienständen schritten.

Ein Teil dieser Kulturen wurde unbehelligt gelassen und bildete an Beisprossen der neuentstandenen männlichen Gametophyten in normaler Weise Archegonienstände aus, und bald zeigten sich auch junge Sporogone.

Bei einigen anderen Kulturen wurden nach dem Erscheinen der ersten männlichen Gametangien sorgfältig mit einer feinen Schere unter der Lupe sämtliche Gametophyten der großen, assimilierenden Gipfelblätter beraubt, indem der Gipfel abgeschnitten wurde. Es standen den Gametophyten also nur noch die kleineren unterhalb der Gipfelregion stehenden Blätter und die Achsen als Assimilationsorgane zur Verfügung.

Die Kulturen entwickelten willig Beisprosse an den entgipfelten Achsen, die, nachdem sie ausgewachsen waren, sämtlich Antheridienstände anlegten. In keinem der zahlreichen untersuchten Fälle hatte sich ein Archegonienstand entwickelt, auch kein zwittriges Gametangium. Bei der Untersuchung der Kulturen wurde so vorgegangen, daß diese mit der Lupe abgesucht wurden. Fertig ausgebildete Antheridienstände waren übrigens auch mit bloßem Auge zu erkennen. Aus allen Teilen der Töpfchen wurden dann einige Achsen, deren Geschlecht nicht ohne weiteres bestimmbar war, ausgesucht und unter dem Präpariermikroskop untersucht. Die Untersuchung wurde im übrigen tunlichst spät vorgenommen, damit möglichst schon alle Achsen Geschlechtsorgane angelegt hätten, so daß der Prozentsatz der sterilen Achsen unter den Untersuchten immer ein sehr niedriger (etwa 2 %) war.

Wieder wurde ein Teil der Kulturen ungestört weiter beobachtet und wiederum stellten sich nun weibliche Achsen in ganz normaler Weise ein. Und wiederum wurden an einigen Kulturen die Gametophyten entgipfelt, was als Ergebnis wiederum das Auftreten männlicher Beisprosse hervorrief.

Das gleiche Ergebnis, wie die oben genannten Kulturen mit dem spontan aufgetretenen, reichverzweigten Material hatten Parallelversuche, die in ganz gleicher Weise mit aus Sporensaat gewonnenem Material unternommen wurden. Auch hier trat durch Entfernung des männlichen Gipfels eine reichere Verzweigung als normal ein, indem entweder der entgipfelte Sproß selber oder dessen Muttersproß oder auch beide Beisprosse entwickelten, die immer wieder mit einem Antheridienstand abschlossen, solange ihre Muttersprosse entgipfelt und somit der Möglichkeit kräftiger Assimilation beraubt wurden.

Ferner wurden einige besonders kräftige und reichverzweigte Achsen des spontan gefundenen Materials ausgesucht und, nachdem sie entgipfelt waren, einzeln in Sand in einem kleinen Blumentopf pikiert. Trotz Bedeckung des Topfes mit einer Glasscheibe trockneten an den so behandelten Stecklingen die Achsen in der oberen Hälfte ein. An der unteren Hälfte entwickelten sich ein oder mehrere Seitensprosse, die mit Antheridien abschlossen. Das gleiche taten auch deren Seitenachsen, sofern die Mutterachsen entgipfelt wurden. Eine andere Kultur, bei der außer dem Gipfel auch sämtliche Blätter der zu steckenden Achsen unter dem Präpariermikroskop sorgsam entfernt worden waren, zeitigte das gleiche Ergebnis, nur dauerte es länger, bis die ersten Antheridien auftraten.

Beide Kulturen entwickelten auch reichlich Protonema am Stämmchen dicht über dem Sandboden, und aus diesem erwuchsen mit der Zeit reichlich Gametophyten, so daß zuletzt nur noch die vertrockneten Enden der zuerst gesteckten Achsen die Stellen anzeigten, an denen die Stecklinge waren, während sonst der Topf mit einem dichten, gleichmäßigen Rasen von Gametophyten bedeckt war. Die Verzweigung an den Stecklingen war eine ungemein reiche, die Zweige folgten in dichter Folge, so daß ganze Klumpen von Sprossen an einer Stelle der I. Achse gebildet zu sein schienen. In Wirklichkeit ging aber (Fig. 3) jeder Sproß immer wieder aus einem anderen Sproß hervor, an dem er dicht an dessen Basis seinen Ursprung genommen hatte.

Alle diese Versuche zeigen also, daß es zur Anlage weiblicher Geschlechtsorgane bei *Funaria* erst kommt, wenn eine Achse ein männliches Gametangium trägt. Es konnte dies auf zweierlei Weise gedeutet werden. Einmal konnte es sich um eine Korrelationserscheinung handeln, wonach die Bedingungen für die Anlage von Archegonien bei *Funaria* erst gegeben wären, wenn die Antheridienbildung nicht nur stattgefunden hat, sondern solche auch wirklich vorhanden sind. Diese Annahme war wenig wahrscheinlich; waren doch in dem spontanen Material mehrere mit Antheridienständen abschließende Achsen vorhanden, ohne daß Archegonien angelegt worden wären.

Wahrscheinlicher war die Annahme, daß den Achsen durch Entfernung des Gipfels zuviel assimilatorisch tätiges Gewebe entzogen worden war, so daß die vorhandenen und durch die wenigen übrigen Blätter neugebildeten Baustoffe nicht zur Bildung von Archegonien ausreichten.

Um diese Annahme zu erhärten, wurde versucht, die Assimilationstätigkeit des Gipfels einzuschränken, diesen aber im Verbande mit der Achse zu lassen. Es wurden also Kulturen in verschiedenem Grade verdunkelt, teils unter roten oder blauen Glocken kultiviert, teils hinter roten und blauen Scheiben, um einen etwaigen schädlichen Einfluß der erhöhten Luftfeuchtigkeit unter den Glocken auszuschalten. Teils wurden die Kulturen auch vom Fenster mehr oder weniger entfernt und so der Lichtgenuß und damit die Assimilationstätigkeit der betreffenden Kulturen bedeutend herabgemindert.

Alle Versuche hatten das gleiche Ergebnis. Die im Hintergrunde des Zimmers oder unter Blaulicht kultivierten Töpfe verpilzten bald und gingen zugrunde. Die übrigen legten weitere Antheridienstände an, Seitenzweige aber wurden bisher nicht entwickelt, also auch keine Archegonien. Die vor Beginn des Versuches kräftigen und schon einige Antheridienstände zeigende Kulturen sahen gelblich und zart aus. In den Parallelversuchen unter normaler Beleuchtung am Fenster oder im Gewächshaus traten dagegen Seitenzweige, die mit Archegonien abschlossen, auf.

Ganz eindeutig sind diese Ergebnisse noch nicht. Es hätten an den schlechter beleuchteten und somit schlechter ernährten Gametophyten mit Antheridienständen abschließende Seitenachsen auftreten müssen, wenn die Versuche hätten völlig befriedigen sollen. Ich glaube aber, daß das Unterbleiben der Ausgliederung solcher Seitenzweige lediglich auf der angewandten groben Methode beruht und daß sie sich bei feinerer Abstimmung der Beleuchtung leicht erzielen ließen.

Funaria ist ein ausgesprochenes Lichtmoos. Wenn die Pflanze als Ubiquist auch im großen ganzen nicht allzu empfindlich ist, so dürfte doch gerade eine schon geringfügige Abschwächung der Beleuchtung einen großen Einfluß auf das Befinden der betreffenden Kultur ausüben. In guter Beleuchtung reflektieren übrigens die männlichen Gipfel mit ihren ausgebreiteten Laubblättern sehr stark das darauf fallende Licht; sie sehen daher glänzend aus. Besonders klar tritt die Reflektion hervor, wenn man einen roten Lichtschirm vor die Kultur stellt. Die Gametophyten leuchten dann wundervoll rot, wie Edelsteine.

Das übereinstimmende Ergebnis all dieser Versuche zeigt unzweideutig, daß, sobald nicht genügend Assimilate gebildet werden können, sobald also nur wenig Baustoffe zur Verfügung stehen, lediglich Antheridien gebildet werden können, während Archegonien erst auftreten können, wenn mehr Baustoffe erzeugt worden sind. Man kann, wie die Versuche zeigten, *Funaria* zwingen, an Stellen, an denen normalerweise Archegonien angelegt werden, nämlich an den Gipfeln der Seitenachsen, Antheridien zu bilden. Man kann mehrere rein männliche Sproßfolgen erzielen, die Pflanze also künstlich auf einem jugendlichen Zustand erhalten. Eindeutig zeigen die Versuche, daß die Frage, durch welche Ursachen die Ausbildung von Antheridien oder von Archegonien veranlaßt wird, dahin beantwortet werden muß, daß es sich vor allem, wenn nicht sogar ausschließlich, um eine Frage der schlechteren oder besseren Ernährung handelt. Es gilt dies natürlich, wie nochmals zu betonen ist, nur für die homothallischen Moose mit ihren bisexuellen Zellen. Die unisexuellen heterothallischen Moose sind in bezug auf ihr Geschlecht unbeeinflußbar; hier ist das Geschlecht in der Spore vorbestimmt.

Es wurden übrigens natürlich auch eine Reihe von Versuchen angesetzt, die das Gegenteil der bisher erwähnten Versuche bezweckten. Es wurde versucht, *Funaria*-Gametophyten so gut zu

ernähren, daß sie schon an der primären Achse Archegonien anlegten. Wenn auch kaum erwartet werden konnte, daß sich die Antheridienbildung ganz unterdrücken ließe, so wurden doch zahlreiche Zwittergametangien erhofft, an denen deren zusammengesetzter Bau hätte studiert werden können.

Alle diese Versuche lieferten aus äußeren Gründen kein Ergebnis. Archegonien traten nur an den Folgesprossen auf. Es ist dies durch folgende Umstände zu erklären:

Einmal wurden die Versuche im Herbst (November) begonnen. Infolge der geringeren Lichtintensität der Herbst- und Wintermonate wuchs das Protonema sehr langsam und zeigte in allen Kulturen die bekannten Zerfallerscheinungen in Brutzellen und -Fäden. In keiner Kultur erhielt ich ein wirklich lebhaft und freudig wachsendes Protonema.

Versuche, die Erde oder den Sand der Blumentöpfe, worauf die Sporen ausgesucht worden waren, vor der Aussaat oder auch nach der Keimung mit den verschiedensten anorganischen Salzen zu düngen, ergaben keine irgendwie nennenswerte Förderung. Am besten bewährte sich wieder, wie ich schon früher einmal beobachtet hatte, Holzasche. *Funaria* wächst ja mit Vorliebe auf Brandstellen, so daß der Versuch mit Aschendüngung nahe lag. In der Tat wuchsen die Protonemata auf mit Zigarrenasche in dünner Schicht bedeckter Gartenerde sehr gut; es trat aber bald, wohl infolge der winterlichen Beleuchtung, in reichstem Maße Zerfallprotonema auf.

Versuche, organische Substanzen als Nahrung zu reichen, scheiterten an der unvermeidlichen Pilzinfektion der Kulturen. Wenn man noch so steril arbeitet, mit den Moossporen oder den Protonemateilen gelangen immer wieder Pilzsporen in die Kulturen, die in kürzester Zeit alles überwuchern und zum Absterben bringen.

Die ganzen Versuche[1]) sind wegen der Ungunst äußerer Umstände also recht lückenhaft geblieben. Auf breiterer Basis und unter Verwertung der gewonnenen Erfahrungen diese neu aufzubauen, wird meine nächste Aufgabe sein.

Immerhin darf doch wohl die Abhängigkeit der Ausbildung männlicher oder weiblicher Geschlechtsorgane bei homothallischen Moosen von der Ernährung als gesichert gelten.

Botanisches Institut der Universität Kiel,
Mai 1919.

---

[1]) Die Versuche wurden im pflanzenphysiologischen Institut der Universität München angestellt. Es ist mir eine angenehme Pflicht, an dieser Stelle Herrn Geh. Rat Prof. Dr. v. Goebel für die liebenswürdige Bereitwilligkeit zu danken, mit der er mir nach meiner Entlassung aus dem Heeresdienste in seinem Institute Aufnahme gewährte. Bei meiner Übersiedlung nach Kiel mußten aus Transportgründen die meisten Versuche abgebrochen werden; nur wenige Kulturen konnten zur Weiterbeobachtung nach Kiel überführt werden.

Literatur-Verzeichnis.

1. Blakeslee, A. F., Differentiation of sex in thallus gametophyte and sporophyte. (Bot. Gaz. XVII. 1906. p. 161.)
2. Boodle, L. A., The monoecism of Funaria hygrometrica Sibth. (Ann. of Botany. XX. 1906. p. 193.)
3. Brotherus, V. F., Musci. (Engler-Prantl, Nat. Pfl.-Fam. I, 3. Leipzig 1901—1909.)
4. Cardot, J., La Sexualité des Mousses d'après les travaux de M. M. Marchal. (Revue bryol. 1908. p. 8.)
5. Douin, Nouvelles observations sur le Sphaerocarpus. (Revue bryol. 1909. p. 36.)
6. Fleischer, M., Die Musci der Flora von Buitenzorg, I. Leiden 1900—1902.
7. — Idem. II und III. Leiden 1902—1908.
8. Goebel, K., Organographie der Pflanzen. I. Aufl. Jena 1898—1900.
9. — Idem. II. Aufl. Jena. 1913—1918.
10. — Archegoniatenstudien. I. (Flora. 76. 1892. Erg.-Bd. 92.)
11. — Idem. X. (Flora. 96. 1906. S. 55—56.)
12. — Über die Antheridienstände von Polytrichum. (Flora. 92. 1903. S. 346.)
13. — Referat über „Die Antheridienstände der Laubmoose" von Leitgeb. (Bot. Ztg. 1883.)
14. Haberlandt, G., Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose. (Jahrb. wiss. Bot. XVII. 1886. S. 359.)
15. Janzen, K., Funaria hygrometrica. Ein Moosleben in Wort und Bild. (Schriften d. Naturf. Ges. Danzig. N. F. XII. 3. 1909. S. 1.)
16. Klebs, G., Über den Einfluß des Lichtes auf die Fortpflanzung der Gewächse. (Biol. Zentralbl. XIII. 1893. S. 641.)
17. Leitgeb, H., Die Antheridienstände der Laubmoose. (Flora. 1882. S. 467.)
18. — Wachstum der Stämmchen und Entwicklung der Antheridien bei Sphagnum. (Sitz.-Berichte Wiener Akad. etc. LIX. 1. 1869. S. 294.)
19. Limpricht, K. G., Die Laubmoose. (Rabenhorsts Kryptogamenflora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. I—III. Leipzig 1885—1903.)
20. Lindberg, S. O., Sur la morphologie des Mousses. (Revue bryol. 1886. No. 4, 5 u. 6.)
21. Lorch, W., Die Polytrichaceen. Eine biologische Monographie. (Abhdl. bayr. Akad. Wiss. II. Kl. Bd. XXIII. III. 1918. S. 498.)
22. Loeske, L., Zur Morphologie und Systematik der Laubmoose. Berlin 1910.
23. Marchal, Él. u. Ém., Recherches expérimentales sur la sexualité des spores chez les Mousses dioïques. (Mém. Acad. Roy. de Belgique, Cl. des Sciences. 80. Sér. II. T. 1. 1906.)
24. — Aposporie et sexualité chez les Mousses. I. (Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, Classe des Sciences. Bruxelles 1907. p. 765.)
25. — Idem, II. l. c. (1909. p. 1249.)
26. — Idem, III. l. c. (1911. p. 749.)

27. Philibert, H., Les fleurs mâles du Fissidens decipiens. (Revue bryol. 1883. p. 65.)
28. Pringsheim, N., Über Sprossung der Moosfrüchte. (Jahrb. wiss. Bot. XI. 1878. S. 1.)
29. — Über vegetative Sprossung der Moosfrüchte. (Akad. Wiss. Berlin. 1876.)
30. Ruhland, W., Musci. (Engler-Prantl. Nat. Pfl.-Fam. I, 3 (Allgemeiner Teil). Leipzig 1900—1901.)
31. Satter, H., Zur Kenntnis der Antheridienstände einiger Laubmoose. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. II. 1884. S. 13.)
32. Stahl, E., Über künstlich hervorgerufene Protonemabildung an dem Sporogonium der Laubmoose. (Bot. Ztg. XXXIV. 1876. S. 688.)
33. Straßburger, E., Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. (Jahrb. wiss. Bot. XLV. 1908. S. 479.)
34. — Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechtes, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. (Histol. Beitr. Heft 7. 1909. S. 1.)
35. — Über geschlechtsbestimmende Ursachen. (Jahrb. wiss. Bot. XLVIII. 1910. S. 427.)
36. Vaupel, F., Beiträge zur Kenntnis einiger Bryophyten. (Flora. 92. 1903. S. 346.)
37. Warnstorf, C., Laubmoose. (Kryptogamenflora der Mark Brandenburg. Leipzig 1904—1906.)

Studien über die Aggregationserscheinungen in den Tentakeln von *Drosera.*

Von

Erna Janson, Bremen.

Mit Tafel XX.

Seit Darwins Beobachtungen über die Erscheinungen an den gereizten Tentakeln des *Drosera*blattes haben sich viele andere Forscher mit diesem Objekte beschäftigt; doch nur wenige haben die rein chemischen Fragen behandelt. De Vries[1]) zeigte, daß ein Eiweißstoff in den Tentakelvakuolen enthalten ist, und Bokorny[2]) wies auf die Analogie im Verhalten dieser Substanz mit dem labilen Eiweiß in den Vakuolen von *Spirogyra* und vielen anderen Pflanzenzellen hin. De Vries ergänzte Darwins Beobachtungen in mancher Hinsicht und unterschied bei dem „Aggregationsvorgang" in den Vakuolen der Tentakelzellen zweierlei Erscheinungen, nämlich eine vermeintliche Teilung des Tonoplasten, welche er für die Ursache der Aggregation hielt, und die Abscheidung von kugeligen Gebilden aus dem Zellsaft. In der Tat wird jeder, der sich einige Zeit mit diesem Objekt beschäftigt, zwischen der eigentlichen Aggregation und der Ausfällung im Innern der Vakuole unterscheiden können.

Da manche Beobachter der neueren Zeit jedoch die Resultate von De Vries und von Bokorny wieder bezweifelt haben und dem Gerbstoffgehalt der Vakuolen eine wesentliche Bedeutung zuschrieben, war es nötig, weitere unwiderlegliche Beweise für die Natur des Vakuoleninhalts in größerem Umfange zu bringen.

I.

Die Natur der Ausscheidungen.

a) Die mit Coffein erzeugten Gebilde.

Zu den folgenden Versuchen dienten stets frisch abgeschnittene Blätter von *Drosera capensis* aus dem Gewächshaus des Münchener Botanischen Gartens.

[1]) Bot. Zeitg. 1886. Nr. 1—4. [2]) Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 20. S. 427.

Nicht nur bei der gewöhnlichen Insektenverdauung lassen sich kugelige Bildungen in den Zellen der Tentakel beobachten, sondern auch unter dem Einfluß verschiedener basischer Substanzen. Zunächst wurden die mit Coffein erzeugten Ausscheidungen betrachtet: Legt man ein frisch abgeschnittenes Blatt in eine kaltgesättigte (0,5 %ige) Coffeinlösung, so bemerkt man schon nach 1 Stunde, daß sich nicht nur sämtliche Tentakeln eingekrümmt haben, sondern auch das ganze Blatt sich eingerollt hat, und diese Einrollung ist nach einer weiteren Stunde sehr stark ausgeprägt[1]). Im Kontrollversuch mit destilliertem Wasser zeigt sich nichts dieser Art. Werden nur einige Tentakel mit Coffein benetzt, so krümmen sich diese und die zunächststehenden, und das Blatt rollt sich nur an der befeuchteten Stelle ein, eine Weiterleitung des Reizes findet nicht statt. Dasselbe Verhalten zeigen die Blätter auch bei der natürlichen Reizung durch kleine Insekten: Sie rollen sich nur in dem Teil auf, an dem sich das Insekt befindet; die übrige Blattspreite bleibt unverändert. Um die direkte Wirkung des Coffeins auf die Zellen der Tentakel zu beobachten, empfiehlt es sich, die vom Blatt abgetrennten Tentakeln in der Coffeinlösung selbst zu zerschneiden, damit die Lösung von der Schnittfläche her und durch die Tracheiden leicht und rasch eindringen kann; denn, im Gegensatz zum Drüsenköpfchen, besitzt der Tentakelstiel eine dicke Cuticula, durch welche eine Lösung kaum eindringen kann. Die Einwirkung beginnt sofort in den Zellen an der Schnittfläche und pflanzt sich langsam von Zelle zu Zelle weiter fort, wobei man den Fortschritt der Ausscheidung von der einen Querwand der Zelle zu der entgegengesetzten gut beobachten kann. Nur an der Ansatzstelle des Drüsenköpfchens am Stiele kann man auch unmittelbares Eindringen der Coffeinlösung beobachten, was durch das bekannte Vorhandensein einer porösen, siebartigen Cuticula[2]) erklärt wird. Die Ausscheidung selbst besteht zunächst aus äußerst zahlreichen, winzigen Kügelchen, welche sich aber bald zu größeren, glänzenden Kugeln vereinigen, so daß zuletzt nur meist 1—3 größere Kugeln in einer Zelle vorhanden sind. Die größeren Kugeln nehmen dabei infolge der langgestreckten Form der Zellen des Tentakelstiels die Gestalt eines Ellipsoides an. Aus den Messungen konnte ich berechnen, daß der Inhalt der schließlichen Ausscheidungen $^1/_{10}$—$^1/_5$ des jeweiligen Zellvolumens beträgt. Da die Zellen an der Basis des Tentakels bedeutend größer sind, als die nahe den Drüsenköpfchen, sind sie zu Beobachtungen vorzuziehen, um so mehr, als diese auch meist frei von dem roten Farbstoff der Tentakel sind, und deshalb sich besonders eignen zur Beobachtung von Farbstoffreaktionen. Gewöhnlich ist es vorteilhaft, das Eindringen einer größeren Menge von Coffein abzuwarten, denn wenn noch nicht genügend Coffein eingedrungen ist, so kann bei der Behandlung mit verschiedenen Lösungen

[1]) Sämtliche Zellen des Blattes und der Tentakel enthalten dann kugelige Ausscheidungen.

[2]) Fenner, Flora. Bd. 93. 1904. S. 393.

die anfänglich geringe Menge des Coffein sehr leicht durch Exosmose wieder verloren gehen, infolgedessen die Ausscheidungen sich sofort wieder auflösen, also noch viel eher verschwinden, als das Reagenz in die Zellen eindringen kann. Man läßt am besten die zerschnittenen Tentakeln 1—2 Tage bei 16—18° C in der Coffeinlösung liegen. Die Ausscheidungen können mehrere Tage lang ganz unverändert bleiben, jedoch, wenn die Zellen absterben, werden allmählich auch die Ausscheidungen unter Bildung von Hohlräumen fest und unlöslich. Unter Umständen kann es 8 Tage dauern, bis diese Erscheinung eintritt.

Diese spontanen Veränderungen beginnen meistens an der Oberfläche der Kugeln, und da diese eher erstarrt als der Inhalt, so kann bei der nachfolgenden Kontraktion des Inhaltes dieser nur unter Vakuolenbildung schrumpfen. Es zeigen sich zunächst zahlreiche kleine Höhlungen, eine vorübergehende Trübung bildend, aber allmählich schmelzen diese zu einem oder mehreren Hohlräumen zusammen. Bei sehr kleinen Kugeln kommt es auch oft vor, daß die Kontraktion von Oberfläche und Inhalt zugleich erfolgt, so daß keine Vakuolen entstehen, und auch der Glanz der Kügelchen nicht wesentlich beeinträchtigt ist; sie sind jedoch fest und unlöslich geworden.

Gegen die Eiweißreagenzien verhalten sich die Gebilde wie folgt: Millons Reaktion ist sehr schön zu beobachten, wenn man die Tentakeln in einer verschlossenen Proberöhre 1 Stunde lang im Wasserbad mit Millons Reagenz erhitzt; sämtliche vorher farblosen Kugeln färben sich hierbei intensiv rot[1]). Mit Rohrzucker und konzentrierter Schwefelsäure färben sich die sämtlichen vorher farblosen Coffeingebilde an der Tentakelbasis sofort tief karmoisinrot. Mit starker Salpetersäure einen Augenblick zum Kochen erhitzt, färben sich sämtliche Kugeln hellgelb, welche Färbung auf Zusatz von Ammoniak dunkler wird. Eine Jod-Jod-Kaliumlösung färbt alle kugeligen Ausscheidungen braungelb. Bei allen diesen Reaktionen wurden die Beobachtungen an den farblosen Zellen der Tentakelbasis gemacht, um den störenden Einfluß des Anthokyans zu vermeiden. Kalilauge löst in dem Maße, als sie von der Schnittfläche aus in die Tentakel vordringt, die Coffeingebilde vollständig auf, wobei das in Freiheit gesetzte Coffein sich in Kristallnadeln ausscheidet. Die Kalilauge bedingt ferner in den anthokyanhaltigen Zellen eine Veränderung der Farbe von dem ursprünglichen Rot über dunkelblau in grün und schließlich in hellgelb. Es wird hierbei zunächst das Anthokyanrot in dunkelblau verwandelt, der Gerbstoff aber liefert eine Gelbfärbung; die beiden Farben bedingen das Grün. Schließlich wird das Anthokyan vollständig farblos (Isomerisierung durch Basen) und die gelbe Farbe des veränderten Gerbstoffes

---

[1]) Die Biuretreaktion gelingt nicht deutlich, weil durch die Wirkung der Kalilauge auf den beigemengten Gerbstoff eine störende Gelbfärbung hervorgerufen wird. Auch wird die Ausscheidung durch Kalilauge gelöst.

tritt nun allein zutage. Gewöhnlich wurden die vom Köpfchen befreiten, abgeschnittenen Tentakeln nochmals zerschnitten und direkt in etwa 10 ccm der zu prüfenden Lösung gelegt, und dann von Zeit zu Zeit ein Tentakelstück unter dem Mikroskop betrachtet. Nicht selten aber wurde auch die Lösung direkt unter dem Mikroskop zu dem Tentakelstück zugesetzt, um das erste Stadium der Einwirkung zu beobachten.

Läßt man Tentakeln mit Coffeingebilden längere Zeit, bis zu 1 Tag, in 20 %igem Alkohol, den man vorher mit Coffein gesättigt hat, so sind die Gebilde sämtlich koaguliert, d. h. unter Wasserausstoßung fest und unlöslich im Wasser geworden. Versäumt man aber, den verdünnten Alkohol mit Coffein zu sättigen, so wird das in den Zellen bereits enthaltene Coffein rasch extrahiert, weil das Coffein leichter in Alkohol, wie in Wasser löslich ist, und die Gebilde verschwinden infolgedessen, ehe genügend Alkohol in die Zellen eindringen konnte, um die koagulierende Wirkung hervorzubringen. Sehr rasch und innerhalb von 5 Minuten werden die Ausscheidungen koaguliert, wenn man die Tentakel in einer Proberöhre mit Coffeinlösung auf etwa 60° erhitzt. Ebenso wirken Säuren rasch koagulierend auf die Kugeln. Versucht wurden starke Salpetersäure, Essigsäure und Pikrinsäure. Bei der Wirkung von Salpetersäure kann die Form der Kugeln zerstört werden und eine formlose Masse resultieren. Ob diese mit Salpetersäure erzeugte Koagulation genau dasselbe Produkt liefert, wie die beim Erhitzen herbeigeführte, ist zwar nicht ganz sicher; es ergibt sich aber im wesentlichen die gleiche Erscheinung.

Aus allen diesen Reaktionen geht unzweifelhaft hervor, daß die Coffeingebilde der Hauptsache nach aus einem Eiweißkörper bestehen. Auch abgesehen von den üblichen Farbreaktionen ist kein anderer Körper in Pflanzen- oder Tierzellen bekannt, welcher die dreifache Koagulation zeigt: durch 20 %igen Alkohol, Erhitzen auf etwa 60° und durch Säuren. Gerbstoff, und in den roten Zellen auch das Anthokyan, bilden lediglich geringe Verunreinigungen der Gebilde. Allein der hier vorliegende Eiweißkörper ist nicht ein gewöhnlicher, passiver Eiweißstoff, wie wir ihn gelöst oder ausgeschieden in der Form der Reserveeiweißkörper kennen, sondern er zeigt manche Eigenschaften, die ihn scharf davon unterscheiden. Vor allem kommt hier die bedeutende spontane Veränderung bald nach dem Absterben der Zellen in Betracht; er wird unter Wasserverlust unlöslich. Ein passiver, gewöhnlicher Eiweißkörper im Zellsaft würde von dem Absterben des Protoplasmas gar nicht berührt werden. Dazu kommt noch die Ausscheidung des Eiweißkörpers durch Coffein in Form von wasserreichen, tropfenartigen Gebilden, während das gewöhnliche Eiweiß ganz indifferent gegen Coffein ist. Jene Gebilde enthalten offenbar das Coffein nur in lockerer Bindung, denn es läßt sich leicht entziehen, schon durch Wasser, rasch bei 25—30°, und dabei lösen sich die Gebilde wieder, solange die Zellen am Leben sind. Vor allem aber ist es merkwürdig, daß dieser Eiweißkörper auch mechanischer Reizwirkung zugänglich ist, die sich von Zelle zu

Zelle fortpflanzt. Ein gewöhnlicher passiver Eiweißstoff ist dazu ebensowenig imstande, wie totes Plasma, von anderen Stoffen, wie Gerbstoff, gar nicht zu sprechen. Man kann gar nicht anders schließen, als daß dieser Eiweißkörper der Tentakelvakuole eine chemisch sehr labile Form darstellt. Schon der Dunst von Äther oder Chloroform wirkt bei 30—35° in 1 Stunde koagulierend auf die Tropfen, während gewöhnliches Eiweiß nicht davon angegriffen wird.

Sowohl Hydrazin, als Hydroxylamin[1]), welche gewöhnliches Eiweiß gar nicht angreifen, verursachen baldige Koagulation der mit Coffein erzeugten Tropfen. Es wurden hierzu 1 % Hydrazinsulfat in 50 ccm Wasser gelöst und bis zur schwach alkalischen Reaktion mit heißgesättigtem Barytwasser versetzt, auf 100 cbcm verdünnt und filtriert. Die Wirkung auf die Coffeingebilde trat sehr rasch ein. Ferner wurde 1 g schwefelsaures Hydroxylamin in wenig heißem Wasser gelöst, ebenfalls mit heißem Barytwasser neutralisiert, und das Filtrat auf 40 ccm verdünnt; auch in dieser Lösung trat sofort das Vakuolisieren und Unlöslichwerden der Coffeingebilde ein. Auch Phenylendiamin (1 %), ferner stickstoffwasserstoffsaures Natron, sowie Chinon bewirken rasche Koagulation, ebenso Pyridin und Piperidin in etwa 1 %iger Lösung. Sogar verdünntes Ammoniak löst die Coffeinausscheidungen nicht auf; sie verlieren dadurch ihren Glanz und bekommen unter Erstarrung Risse. An manchen Kugeln gewahrt man, daß die zuerst erstarrte Oberflächenschicht aufreißt und das dickflüssige Innere zutage tritt, das dann ebenfalls erstarrt. Vakuolisierung ist hier gewöhnlich nicht zu beobachten, in der Übereinstimmung mit der Ammoniakwirkung auf Coffeinausscheidungen bei *Spirogyra.*

Als weniger charakteristisch mag noch erwähnt werden, daß Formaldehyd von 35 % sofort, und 1 %ige Lösung von Phenol in 45 Minuten, die Gebilde koaguliert.

Wie alle diese Reaktionen zeigen, herrscht eine große Übereinstimmung zwischen den Coffeinausscheidungen in den Tentakeln von *Drosera* und denen, die O. Loew und Th. Bokorny in verschiedenen Pflanzen erhielten und besonders bei *Spirogyra* eingehend untersuchten. Es sind „Proteosomen", welche als Hauptbestandteil einen labilen Eiweißstoff enthalten, der fast ebenso leicht in eine stabile Form übergeht, wie das lebende Protoplasma in totes. Diese Analogie zwischen dem labilen Eiweiß der Vakuolen und dem labilen Eiweiß des lebenden Protoplasma kann durch gewisse Farbreaktionen illustriert werden.

Bekanntlich hat Mosso gezeigt, daß bei der Behandlung von Zellen mit Methylgrün das Protoplasma sich rot färbt, solange

[1]) Das freie Hydroxylamin bewirkte außerdem noch eine auffallend rasche Entfärbung des Anthokyans, was auf eine bei der Isomerisierung entstehende Ketongruppe schließen läßt. Andere basische Körper wirken nur langsam entfärbend im Molekül des Anthokyans.

es lebt, aber grün, wenn es tot ist. Ruzika fand, daß bei der Anwendung einer Mischung von Neutralrot und Methylenblau lebendes Protoplasma das Rot, totes das Blau aufnimmt. Diese Forscher verwendeten Leukozyten, Flimmerepithel, Muskelfasern, Amöben: Objekte, reich an Zytoplasma. Loew[1]) hat gefunden, daß unkoagulierte Coffeinproteosomen von *Spirogyra* sich gegenüber diesen Reagenzien wie lebendes, koagulierte aber wie totes Protoplasma verhalten. Solche Unterschiede habe ich auch bei frischen und veränderten Kugeln von *Myriophyllum*,[2]) und jetzt wieder bei den frischen gegenüber den koagulierten Coffeinproteosomen in den Tentakeln von *Drosera* beobachtet. Es wurden zu diesen Versuchen ausschließlich die farblosen Zellen an der Basis der Tentakeln in Behandlung genommen, und die hochverdünnten Lösungen dieser Farbreagenzien, gesättigt mit Coffein, mehrere Stunden bis zu 1 Tag wirken gelassen. Stücke von der Tentakelbasis mit noch anhängenden Blattfragmenten, welche mehrere Tage in Coffeinlösung gelegen hatten und teils koagulierte, teils noch unkoagulierte Coffeinproteosomen enthielten, wurden 1 Tag in stark verdünnter Lösung von Methylgrün, sowie in der Ruzikamischung liegen gelassen. Die koagulierten Proteosomen waren nun grün gefärbt mit Methylgrün und blau nach Ruzika, die noch unkoaguliert gewesenen, nicht vakuolisierten dagegen rotviolett nach Mosso und rot nach Ruzika, also wie lebendes Protoplasma. Ein Coffeintentakel wurde einige Stunden in mit Coffein gesättigtem Alkohol von 20 % gelassen; bei der folgenden Behandlung ergaben die meisten Proteosomen die Färbung des toten Protoplasmas, nach Mosso und nach Ruzika. Nur wenige hatten noch rote Färbung angenommen. Wurden Coffeintentakeln 5—10 Minuten in mit Coffein gesättigtem Wasser auf 60° erhitzt, so färbten sich nachher sämtliche Proteosomen grün nach Mosso und blau nach Ruzika. Sie verhielten sich also wie totes Protoplasma. Ein anderes Mittel, die koagulierten Proteosomen von frischen zu unterscheiden, ist die Behandlung mit absolutem Alkohol. Dabei verschwinden die frischen Proteosomen infolge der Coffeinextraktion (siehe oben), während die durch eine der genannten Methoden koagulierten unverändert bleiben.

Es ist in der Chemie eine ganze Reihe von Stoffen bekannt, welche in einer labilen und einer stabilen Form existieren. Oft geht durch geringfügige Wirkungen die labile in die stabile Form über, während die Rückverwandlung entweder nur auf Umwegen, oder auch gar nicht mehr möglich ist. Das älteste Beispiel einer solchen Isomerie bilden die labile Maleinsäure und die stabile Fumarsäure. Jene geht durch Katalyse, sei es durch Berührung mit Salzsäure oder durch Lichteinfluß (Ciamician und Silber), oder beim Erwärmen der Lösung mit Platinmohr (Loew und Aso) in die stabile Fumarsäure über.

[1]) Flora. Bd. 109. 1916. S. 61.
[2]) Flora. Bd. X. 1918. S. 265.

Chemische Labilität aber existiert in 2 Arten. Man muß nach Loew[1]) scharf unterscheiden zwischen der Labilität solcher Stoffe, welche infolge des Vorhandenseins bestimmter Atomgruppen sich bei geringfügigen Einflüssen unter Explosion total zersetzen, wie Nitroglyzerin oder organische Peroxyde und manche Diazokörper, und solcher, in deren Molekül gewisse Atome infolge einer speziellen Stellung nur locker gebunden sind, und deshalb durch Wärmezufuhr leicht in heftige Schwingungen geraten und schließlich unter Atomumlagerung zu einem stabileren Umlagerungsprodukt führen. Dort totale Zerstörung, hier lediglich Veränderung der Atomstellung im Molekül.

Was die obenerwähnte Malein- und Fumarsäure anbetrifft, so wird ihre Struktur nach dem heutigen Stand der theoretischen Chemie durch folgende Formeln versinnlicht:

$$\begin{array}{l} H - C - C \begin{smallmatrix} = O \\ - OH \end{smallmatrix} \\ \quad\ \ \| \\ H - C - C \begin{smallmatrix} = O \\ - OH \end{smallmatrix} \end{array} \qquad \begin{array}{l} \qquad\ \ H - C - C \begin{smallmatrix} = O \\ - OH \end{smallmatrix} \\ \qquad\qquad\quad \diagdown\!\!\diagdown \\ \begin{smallmatrix} O = \\ OH - \end{smallmatrix} C - C - H \end{array}$$

Maleinsäure Fumarsäure.

Maleinsäure kann ein Anhydrid bilden, Fumarsäure aber nicht; sie gibt unter Atomumlagerung das Anhydrid der Maleinsäure.

Da in dem gereizten *Drosera*blatt bei dem sogenannten Aggregationsvorgang auch ohne Anwendung einer Basis kugelartige Fällungen entstehen, so versuchte ich nachzuweisen, ob etwa in diesen Blättern eine coffeinähnliche Basis normalerweise enthalten sei. Eine Anzahl (40) Blätter von *Drosera capensis* wurde zunächst mit starkem Alkohol längere Zeit extrahiert, der Alkohol verdunstet und der Rückstand mit Kalkmilch erwärmt, um allen Gerbstoff als unlöslichen gerbsauren Kalk zu binden. Hierauf wurde warm filtriert und zur Trocknung eingedampft, wobei jedoch keine Kristalle, die auf Coffein hätten deuten können, sich bildeten. Trotzdem wurden eiweißreiche *Spirogyra*fäden, die mit 0,1 %iger Coffeinlösung noch beträchtliche Ausscheidungen zeigten, mit der Lösung des Rückstandes in einigen Tropfen Wasser behandelt, um festzustellen, ob irgendeine Ausscheidung von Proteosomen hervorgerufen werden konnte; dieses war jedoch nicht der Fall. Dem Coffein ähnlich wirkende Basen sind also in den *Drosera*blättern nicht vorhanden.

Die Tatsache, daß diese Eiweißausscheidungen nicht nur das gesamte Anthokyan, sondern auch den Gerbstoff des Vakuoleninhalts gebunden enthalten, hat, wie schon eingangs erwähnt, früher die Meinung entstehen lassen, es handle sich bei diesen Ausscheidungen um rotgefärbtes, gerbsaures Coffein. Durch das oben geschilderte Verhalten wird jedoch eine solche Verwechslung ausgeschlossen.

---

[1]) Loew, O., Die chemische Energie der lebenden Zellen. 2. Auflage. Kap. 9.

Jener gespeicherte, nicht organisierte Eiweißstoff kommt bei *Drosera* — und ebenso bei *Myriophyllun* — nur in der Vakuole vor, nicht aber im Zytoplasma. Dagegen findet sich derselbe bei *Spirogyra* und *Crassulaceen* (nach Bokorny und Czapek) auch im Zytoplasma, und kann durch Ausscheidung mit kalt gesättigter Coffeinlösung sichtbar gemacht werden. Es treten dabei auch zahlreiche kleine Kugeln auf, die sich in der dünnen Schicht des Zytoplasmas nicht zu großen vereinigen können; auch fehlt ihnen die lebhafte Molekularbewegung, welche für die in der Vakuole ausgeschiedenen charakteristisch ist. Durch Einstellen mit dem Mikroskop konnte ihre Lagerung im Zytoplasma, oberhalb und seitlich des Chlorophyllbandes, unzweifelhaft erkannt werden.

Es ist noch nicht bekannt, welche Ursachen ein solches Vorkommen des labilen Eiweißstoffes im Zytoplasma bedingen. Ich beobachtete es bei *Spirogyra majuscula* aus im Freien stehenden Bassins des Botanischen Gartens in München im Anfang Oktober, bei rasch eintretender herbstlicher Kälte. Daneben fand sich auch ein mäßiger Gehalt an labilem Eiweiß in der Vakuole; beim Behandeln mit 5 %iger Lösung von Natriumnitrat trat in manchen Fäden die normale, in anderen aber die anormale Plasmolyse auf. In diesen letzteren Zellen war sofort zu erkennen, daß die Hauptmasse der Kügelchen außerhalb des Tonoplasten lag.

An dieser Stelle möchte ich auf eine bis jetzt noch nicht beobachtete Erscheinung in der Epidermis der *Drosera*blätter hinweisen: Wird ein Stückchen vom Blatt von *Drosera* parallel zur Oberfläche geschnitten und unter das Mikroskop gebracht, so tritt in den meisten Fällen sofort eine Ausfällung von kleinen, stark lichtbrechenden Tröpfchen auf, die sich rasch vereinigen und dann als große, glänzende Tropfen fast die ganze Zelle erfüllen. Diese Ausscheidung wird augenscheinlich allein durch die mechanische Reizung hervorgerufen, da eine Anwesenheit von Coffein oder irgendwelchen anderen Reagenzien sorgfältig vermieden wurde. Diese Tröpfchen verschwinden jedoch ebenso spontan, wie sie sich bilden, schon bei längerem Verweilen in Wasser, ebenso bei mäßigem Erwärmen, beim Behandeln mit Säuren, Alkalien oder Alkohol. Bei Anwendung starker Kochsalzlösung gelang es mir, in den Zellen neben dem kontrahierten Protoplasma noch eine farb- und formlose Masse nachzuweisen, die von den Kugeln herrührte; ebenso war ein Rückstand, hier aber mit erhaltener Kugelform, noch aufzufinden nach dem Behandeln mit Ninhydrin[1]); eine Blaufärbung, die auf Anwesenheit von Aminosäuren hätte schließen lassen, trat dabei jedoch nicht ein. Während so die gebräuchlichen Koagulationsmethoden wegen des raschen Verlustes der Kugelform ungeeignet waren, koagulierten die Tropfen spontan nach längerem Liegen in feuchter Kammer. Die anfänglich farblosen Ausscheidungen wurden infolge des gespeicherten Gerbstoffes, von dem ein geringer Gehalt

[1]) Einige Kristalle von Ninhydrin wurden auf das befeuchtete Objekt gelegt.

mittels Eisenchlorid nachgewiesen werden konnte, erst gelb, dann braun, schließlich fast schwarz. In diesem Zustand lösten sie sich nicht mehr in warmem Wasser, auch nicht in kochender Salpetersäure, wohl aber in Kalilauge. Ihre dunkle Farbe verhinderte die Anwendung anderer Eiweißreaktionen, doch spricht ihr ganzes Verhalten durchaus dafür, daß wir es hier mit dem bereits erwähnten reizbaren, labilen Eiweißstoff zu tun haben. Die Erscheinung der Ausfällung stimmt durchaus mit dem Vorgang bei der Coffein- oder Antipyrinwirkung überein. In solchen Fällen, in denen die Zellen bereits größere, spontan entstandene braune Tropfen enthalten, findet durch Basen keine weitere oder nur mehr geringe Ausfällung statt.

Bei *Drosera* sind diese Kugeln bisher der Beobachtung entgangen, da beim Studium der Aggregation in der Regel nur die Tentakelzellen beachtet wurden. Doch findet sich demnach der reizbare Eiweißstoff auch in den anderen Teilen der Pflanze, und zwar reichlicher in ausgewachsenen Blättern, als in jungen, noch in der Entwicklung begriffenen.

b) Die mit anderen Basen erzeugten Gebilde.

Auch verschiedene andere Basen bewirken kugelige Ausscheidungen in den Zellen des *Drosera*-Tentakels (es wurden hier ebenfalls durchschnittene Tentakelstiele angewandt), aber je stärker die Basen, desto kleiner bleiben die Kugeln, weil sie zu rasch erstarren, um zu größeren Kugeln verschmelzen zu können. In einigen Fällen zeigt sich sogar nur ein sehr feiner Niederschlag. Auch bringen starke Basen die Zellen bald zum Absterben, was auch zur raschen Erstarrung der Proteosomen beiträgt.

Die Zellen des Tentakelstiels, welche an die Schnittfläche grenzen, sterben natürlich zuerst ab, und deshalb sind auch die Ausscheidungen hier geringer und die Kügelchen bleiben meist kleiner, als in den weiter entfernten Zellen, in welche die angewandten Basen weit langsamer eindringen können[1]). Beim Eindringen schwacher Basen, wie Coffein und Antipyrin, können die Zellen ausnahmsweise sehr lange am Leben bleiben, während stärkere Basen sie rasch töten. Statt 1—3 großer Kugeln in jeder Zelle, wie bei Coffeinwirkung, bleibt es bei zahlreichen kleineren Kugeln, wenn stärkere Basen wirken, wie Piperidin, Pyridin, Phenylendiamin oder Ninhydrin (0,1 %).

Schon ein geringer Überschuß dieser Basen führt zur raschen Erstarrung der anfangs ausgeschiedenen flüssigen Kügelchen. Besonders klein bleiben die Kügelchen bei der Einwirkung von Hydrobenzamid und Amarin.

Hexamethylentetramin bewirkt in 1—2 % Lösung Ausscheidung von Kugeln, die sich rasch vakuolisieren; bei 0,1 % bemerkt man nach 24 Stunden weder Ausfällung noch Abschnü-

---

[1]) Die Zellen an der Schnittfläche geben mit stärkeren Basen wesentlich dieselben Erscheinungen wie *Spirogyra*, wo wegen der Abwesenheit einer Kutikula die Basen rasch in die Zellen eindringen können.

rung, sondern in jeder Zelle hat sich an den Querwänden, etwa ein Viertel des Zellvolumens ausfüllend, eine klare Masse angesammelt mit geradliniger Begrenzung, die sich allmählich etwas abrundet und den meisten Farbstoff aufgenommen hat. Zwischen diesen beiden Endportionen liegt scheinbar nur eine schwachgefärbte, wässrige Flüssigkeit, und diese gab mit Coffeinlösung noch eine schwache Ausscheidung einiger kleiner Kugeln, was beweist, daß noch Eiweißstoff gelöst war.

Auch Chinin wurde versucht, da aber freies Chinin sehr schwer in Wasser löslich ist, wurde salzsaures Chinin verwendet, in der Vermutung, daß dieses vielleicht in den Zellen eine hydrolytische Spaltung erleiden würde, bevor es die Zellen tötet. Es wurden 0,1 g salzsaures Chinin in 5 ccm Wasser gelöst und die Tentakelstiele in die Lösung gelegt. Es zeigte sich hier nicht unmittelbar, wohl aber nach längerer Zeit, eine Ausscheidung zahlreicher kleiner Kugeln, welche in einigen Zellen zu etwas größeren verschmolzen, die allmählich koagulierten und sich hauptsächlich an den Wänden ansammelten.

Wenn zerschnittene Tentakeln in 0,5—1 %igen Lösungen von freiem Hydrazin oder Hydroxylamin 24 Stunden liegen bleiben, so gewahrt man nur kleine, offenbar sehr bald koagulierte Kugeln; diese starkgiftigen Stoffe töten die Zellen offenbar sehr rasch.

Ammoniak bewirkt selbst bei 0,1 pro Mille (10 ccm) schon nach 1 Stunde die Ausscheidung kleiner Kugeln in den ersten Zellschichten nach der Schnittfläche. Bei 0,1 % sind diese Kugeln noch etwas kleiner, offenbar bald erstarrt, weil sie nicht zu größeren zusammenschmelzen. 2,5 % Ammoniaklösung bedingt dieselben Erscheinungen, nur mit dem Unterschied, daß die Wirkung sofort eintritt, Ammoniakkarbonat von 1 % wirkt ebenso[1]).

Kaliumhydroxydlösung von 0,2 % bringt in den Zellen des Tentakelstiels eine Fällung von kleinen Kugeln hervor, die sich bald zu etwas größeren vereinigen, und später koagulieren, doch nach 24 Stunden sind diese Ausscheidungen wieder gelöst und der ganze Tentakel, der ursprünglich eine blaue, dann grüne Farbe angenommen hatte, ist infolge des Gerbstoffgehaltes nun gleichmäßig gelb gefärbt. Ähnlich wirkt kalt gesättigtes Kalkwasser. Die koagulierten Kugeln werden hier jedoch selbst nach mehreren Tagen nicht gelöst[2]).

Basen, die schwächer sind als Coffein, wirken auch weit langsamer, wenigstens wurde dieses bei freiem Anilin beobachtet. Dieses bewirkt zwar kugelige Ausfällung, aber es tötet die Zellen

[1]) Die Ausscheidungen mit kohlensaurem Ammoniak enthalten ebenfalls wesentlich Eiweiß, wie Pfeffer 1877 schon richtig nachwies. (Osmotische Untersuchungen. S. 197.)

[2]) Hier zeigt sich der Unterschied zwischen diesem labilen Proteinstoff und dem im eiweißreicher *Spirogyra*; hier bringen nämlich verdünntes Kaliumhydroxyd und Kalziumhydroxyd keine Ausscheidung hervor. Ebensowenig Hexamethylentetramin, Hydrobenzamid und Hydroxylamin.

rasch ab, in 1—3 %iger Lösung und die Kugeln verquellen. Jedoch in 0,1 %iger Lösung bleiben die Zellen ohne Ausscheidung längere Zeit am Leben, und erst Coffein bringt dann eine Ausscheidung in diesen zustande. Von anderen stickstoffhaltigen Stoffen, die gar keine Wirkung hervorbringen, sind noch Harnstoff und Biuret (0,1—1 % Lösung) zu erwähnen.

II.

Über die Natur der Aggregation.

Wie aus der folgenden Darlegung unzweifelhaft hervorgeht, handelt es sich bei der Aggregation um einen Abschnürungsvorgang des Vakuoleninhalts, welcher aus einer stark gequollenen Masse von Eiweißnatur besteht. In dieser stark gequollenen Substanz können schon Reizmittel von geringer chemischer Energie eine mit Kontraktion verbundene Abschnürung hervorrufen. Sie ist daher sehr labiler Natur und zweifellos dieselbe Eiweißsubstanz, die in den oben als Coffeinproteosomen beschriebenen Kugeln enthalten ist. Dieser Abschnürungsvorgang ist offenbar von Wasserabgabe begleitet und also eine der Plasmolyse verwandte Erscheinung[1]). Der Tonoplast — die innere Wand des Zytoplasmas — beteiligt sich nicht an dem Vorgang. Die Beweise für diese Auffassung werde ich in dem folgenden Abschnitt entwickeln.

Um die direkte Wirkung von Stoffen auf die Zellen des Tentakelstiels zu beobachten, wurden Versuche mit zerschnittenen Tentakeln nach Entfernung des Drüsenköpfchens ausgeführt. Im Anschluß hieran wurden dann auch Versuche mit vollständigen Tentakeln vorgenommen. Vorher aber wurden einige Versuche mit plasmolytisch wirkenden Substanzen ausgeführt, da die Plasmolyse von anderen Forschern zu Schlußfolgerungen über den mit der Aggregation sich ändernden Turgordruck benützt worden ist.

Kaliumnitratlösung von 1 % bringt nach 36 Stunden keine Veränderung hervor, jedoch eine 5 %ige bewirkt eine sehr langsam fortschreitende normale Plasmolyse und in vielen Zellen eine sehr weitgehende Abschnürung, wobei zwischen mehreren größeren Ballen zahlreiche kleine Kugeln sich bilden. In den von der Schnittfläche entfernter liegenden Zellen läßt sich der Abschnürungsvorgang sehr deutlich unter dem Mikroskop verfolgen, da sich hier der Vorgang ganz langsam abspielt. Zunächst zeigt sich eine Kontraktion des roten Vakuoleninhalts von beiden Querwänden her, dann bilden sich kleine Einbuchtungen in die ellipsoidische Masse, die allmählich weiter fortschreiten und schließlich zu einer Abschnürung von Kugeln führen. Nach

[1]) Dieser Abschnürungsvorgang spielt sich zwar an demselben labilen Vakuoleneiweiß ab, wie die in Abschnitt I beschriebene Ausfällung, ist aber doch ein physikalisch davon wohl zu unterscheidender Vorgang.

4 Tagen waren diese abgeschnürten Gebilde vakuolisiert, genau wie die in Abschnitt 1 beschriebenen, durch Coffein hervorgerufenen, erstarrenden Tropfen.

Salpeterlösung von 10 % bewirkt zunächst Plasmolyse, und zwar vorwiegend normale, nach der Lage der Chlorophyllkörper[1]) zu urteilen; zugleich beginnt eine Abschnürung des Vakuoleninhaltes; bald darauf beobachtet man eine Sonderung der plasmolysierten Masse in mehrere größere Ballen, wobei die Teile durch einen häutigen Strang noch miteinander verbunden bleiben, welcher der ganzen Sachlage nach nichts anderes ist als das eingeschrumpfte Zytoplasma. In einzelnen Fällen ist jedoch die Lage der Chlorophyllkörper außerhalb der plasmolysierten Masse, diese ist also vom Tonoplast allein umgeben. Diese Plasmolyse geht beim Einlegen ins Wasser nicht mehr zurück. Der rote Farbstoff diosmiert dabei aus den Gebilden und verteilt sich wieder gleichmäßig durch die ganze Zelle. Die abgeschnürten Massen sind aber in allen Zellen noch deutlich zu erkennen.

Ebenso wie Salpeterlösung von 10 % wirkt eine Salmiaklösung von 5 %, Salmiaklösung von 1 % wirkt nicht in derselben Weise. In den ersten Zellen an der Schnittfläche treten zahlreiche kleine Kugeln auf, und in anderen Zellen weiterhin gewahrt man, daß sich der Vakuoleninhalt von den Querwänden in abgerundeter Form zurückgezogen und von der Oberfläche aus eine bis mehrere kleinere Kugeln abgeschnürt hat, zwischen denen hier aber keine von einer etwaigen Plasmolyse herrührenden verbindenden Stränge wahrgenommen werden konnten.

Dikaliumphosphat in Lösung von 1 % bringt in den Zellen nahe der Schnittfläche schon nach einer Viertelstunde Abschnürungsvorgänge zustande. Der rote Vakuoleninhalt zieht sich von der der Schnittfläche abgewandten Querwand der Zellen um ein Zehntel bis ein Fünftel seines Volumens zurück und schnürt 1—2 kleine Kugeln ab. Nach 36 Stunden jedoch hat sich die kontrahierte abgerundete Hauptmasse in zahlreiche kleine Kugeln von dichterer Masse umgewandelt. Wesentlich die gleichen Erscheinungen, nur etwas rascher, brachte eine 5 %ige Lösung zustande. Nach 4 Tagen waren die entstandenen Abschnürungen sämtlich erstarrt. Selbst durch einstündiges Erwärmen auf 35^0 im Wasserbad wurden letztere nicht gelöst. Außerdem entstehen durch Druck auf das Deckglas in vielen dieser Kugeln Risse; die Kugeln waren also erstarrt, und die Koagulation vollständig.

Monokaliumphosphatlösung von 1 % ergab ebensowenig Plasmolyse, wie die anderen Salze von dieser Konzentration, oder Abschnürungsvorgänge wie beim Dikaliumphosphat. Eine 5 %ige Lösung bringt die Zellen nahe der Schnittfläche wegen der stark sauren Reaktion dieses Salzes bald zum Absterben.

[1]) Hierzu eignen sich nur die Zellen im unteren Teile des Tentakels, weil hier die Chloroplasten zahlreicher und deutlich sichtbar sind.

Eine Rohrzuckerlösung von 5 % bewirkt nach einigen Tagen eine Kontraktion des rotgefärbten Vakuoleninhalts, aber noch keine Plasmolyse. Innerhalb der kontrahierten roten Masse treten jedoch neue farblose Vakuolen auf, die sich allmählich vereinigen. Schließlich vereinigt sich die neue Vakuole mit dem Zellsaft und die rote, so wasserärmer gewordene Masse zerteilt sich zu einzelnen sich abrundenden Ballen. Eine 10 %ige Rohrzuckerlösung bewirkt nach einem Tage auch nur eine mäßige Kontraktion des Vakuoleninhalts, in vielen Zellen außerdem eine Abschnürung von Kugeln.

Auch stickstofffreie Substanzen können durch Reizung Aggregation hervorbringen. Ich machte Versuche mit Alkohol, Methylal, Akrolein, Chloroform. Ferner aus der aromatischen Reihe: Phenol, Brenzkatechin, Resorcin, Hydrochinon, Pyrogallol, Phloroglucin, Guajakol, Chinon, Vanillin, Cumarin; und von Glukosiden: Arbutin, Salicin, Aesculin, Amygdalin, Coniferin. In kleine Stücke zerschnittene Tentakelstiele wurden in höchstens 0,1—1 % enthaltende Lösungen dieser Verbindungen gelegt und nach mehreren Stunden beobachtet. Alkohol und Methylal hatten keine Veränderung hervorgebracht, Chloroform tötete die Zellen zu rasch. Die Tentakeln, welche mit 1 % einer 30 %igen Akroleïnlösung in Alkokol behandelt wurden, zeigten dunkelgefärbte Kugeln in allen Zellen; bei einer Lösung von 0,1 % kontrahierte sich der Vakuoleninhalt zu mehreren Kugeln. Dasselbe trat ein bei 1 %igen Lösungen von Brenzkatechin, Resorcin, Hydrochinon, Pyrogallol, Guajakol. Die beiden erstgenannten Substanzen riefen gleichzeitig bei ihrem Eindringen in die Tentakel eine violette Färbung des Zellsaftes hervor. Phloroglucin bewirkte selbst in Lösung von 5 % keinerlei Veränderung in den Zellen; Salicin, Aesculin und Coniferin riefen Abschnürung hervor, Arbutin und Amygdalin nicht.

Höchst auffallend ist die Wirkung von Vanillin, Chinon und Cumarin auf zerschnittene Tentakel. Diese Stoffe rufen innerhalb der Vakuole die Bildung kleiner Kugeln hervor, ähnlich denen, die durch Coffein ausgefällt werden; wie diese verschmelzen sie zu großen Kugeln und speichern den roten Farbstoff. Während aber die Coffeinausscheidungen allmählich koagulieren, werden die durch Vanillin und Cumarin erzeugten Kugeln unter dem Einfluß des starkgiftigen Vanillins und des Cumarins zu formlosen Massen, und die Zellen sterben ab. Man kann die Kugeln weder durch Erhitzen noch durch Säuren oder 20 %igen, mit dem Reagenz gesättigten Alkohol koagulieren, denn sie verquellen rasch, noch bevor die Koagulation eintreten kann.

Chinon, das wegen seiner Giftwirkung in 0,5 %iger Lösung angewandt wurde, fällt kleinere Kugeln aus, die bald fest und gelblich gefärbt werden. Diese werden weder in 20 %igem Alkohol, noch in verdünnten Säuren, noch auch durch Einlegen in reines Wasser verändert.

Es ist bemerkenswert, daß die durch Cumarin erzeugten Kugeln bei der Plasmolyse mit 10 %iger Salpeterlösung wieder zu einer einzigen die Zelle ausfüllenden Masse verschmelzen. Vielleicht entzieht der Salpeter mit dem Wasser auch die geringe Menge des eingetretenen Cumarins. Es ist bei dieser Wirkung von Vanillin, Chinon und Cumarin höchst eigentümlich, daß durch diese, ungleich den übrigen geprüften stickstofffreien Substanzen, keine Abschnürung, sondern eine direkte Fällung, ähnlich, wenn auch weit langsamer und unvollkommener, wie bei Coffein, erzeugt wird. Bei Chinon allerdings bleiben die zahlreichen Kugeln verhältnismäßig klein und verschmelzen nicht zu großen Tropfen.

Es schien mir von Wert, zu prüfen, ob das labile Eiweiß in *Drosera* sich verschieden gegen Cumarin verhält von dem labilen Eiweiß in *Spirogyra*.

Deshalb legte ich einige Fäden von eiweißreicher *Spirogyra majuscula* in kalt gesättigte Cumarinlösung, die bei der geringen Löslichkeit des Cumarins nur sehr schwach sein kann. In der Tat war bald eine starke Trübung der Zellen zu beobachten, die auf der Ausfällung zahlreicher winziger Kügelchen beruhte. Abweichend von dem Verhalten bei Coffein, vereinigten sich hier diese nicht miteinander; die Zellen starben zum Teile bald ab; in einigen Zellen blieb wenigstens das Zytoplasma noch einige Zeit lebend, wie am Turgor dieser Zellen, die sich in ihre toten Nachbarzellen hinein vorwölbten, zu erkennen war.

Die Ausübung eines Reizes geht im allgemeinen von Stoffen mit großer chemischer Energie aus, das sind solche, die gewisse reagierfähige Atomgruppen enthalten; daher ist die Wirkung des Cumarins sehr auffallend, denn dieses ist eine durchaus beständige Verbindung, die keine labilen Atomgruppen enthält. Es ist bekanntlich das Lakton der o-Oxyzimtsäure.

Man könnte allenfalls die doppelte Bindung für die Reaktion verantwortlich machen.

Die Vermutung, daß hier nicht das labile Eiweiß mit dem Cumarin reagiert habe, sondern Gerbstoff, erscheint völlig unbegründet, denn Gerbstoff gibt weder in der Kälte, noch beim Erhitzen, mit gesättigter Cumarinlösung die geringste Ausfällung.

Von gewissem Interesse war es, die Wirkung von Aminosäuren zu beobachten, da diese ja bei der Verdauungsarbeit der *Drosera*blätter entstehen und aufgesaugt werden. Läßt man die zerschnittenen Tentakeln einige Zeit in einer 1 %igen Lösung von Aminokapronsäure (Leucin) liegen, so gewahrt man in den Zellen nahe der Schnittfläche, welche bald geschädigt werden, nur eine geringfügige unregelmäßige Trübung, dagegen in den entfernten Zellen eine beginnende Abschnürung roter Kugeln von dem der nächsten Schnittfläche entgegengesetzten Ende des etwas zurückgezogenen Vakuoleninhalts. Die Aggregation wird allmählich sehr bedeutend. Selbst 0,1 %ige Leucinlösung bewirkt nach einigen Stunden Abschnürungsvorgänge. Amino-

propionsäure (Alanin) wirkt ganz ähnlich, Aminoessigsäure (Glycocoll) etwas intensiver, vermutlich dringt es rascher in die Zellen ein.

Eine kaltgesättigte Lösung vom Asparagin, ferner von Tyrosin, wirken ähnlich dem Leucin, dagegen hat eine kaltgesättigte Lösung von Phenylalanin, selbst nach 2 Tagen, gar keine Wirkung, vermutlich, weil dieses zu schwer in Wasser löslich ist. Eine 1 %ige Lösung von Sulfanilsäure bringt eine Abschnürung des roten Zellinhalts zu 3—4 kugeligen Teilen zustande. Bei 10 facher Verdünnung ist keine Wirkung zu sehen.

Witte-Pepton in ziemlich konzentrierter Lösung bewirkt in den Zellen an der Schnittfläche die Ausscheidung einiger Kugeln in kurzer Zeit, doch nach 3 Tagen sieht man nahezu in jeder Zelle 2—3 kugelige Massen, welche gewöhnlich den gesamten Farbstoff der Vakuolen in sich aufgespeichert haben. In einigen Zellen sind nur kleine, rote Kugeln an dem Rande des etwas kontrahierten roten Vakuoleninhalts zu sehen. Es ist möglich, daß an diesem Verhalten geringe Verunreinigungen des Peptons mit basischen Substanzen oder Aminosäuren die Schuld tragen. Das Pepton zeigte eine deutlich alkalische Reaktion; ein Ammoniakgehalt konnte nicht nachgewiesen werden[1].

Von stickstoffhaltigen Estern wurden noch Allophansäure-Aethylester und carbaminsaurer Aethylester in starkverdünnter Lösung versucht. Es zeigte sich eine allmähliche Abschnürung des Vakuoleninhalts, welche jedoch keinen größeren Umfang annahm.

Ferner wurden noch Acetoxim, Acetonitril, Acetamid und Formamid geprüft, alle in 1 %iger Lösung. Von diesen hatte Acetoxim gar keine Wirkung (eine 5 %ige Lösung des Stoffes bewirkte nach 2 Stunden starke Abschnürung), während Acetonitril nach 24 Stunden geringe Abschnürungen bewirkt hatte. In Formamid zeigen die Zellen an der Schnittfläche keine Reaktion, sie sind bald abgestorben. Die folgenden Zellschichten zeigen keine eigentliche Abschnürung, sondern jede Zelle enthält 1—2 dunkler gefärbte Massen von unregelmäßiger Form, besonders in der Nähe der Tracheiden. Acetamid rief mäßig starke Abschnürung hervor[2].

Es schien mir nun wichtig, festzustellen, ob gewisse Stoffe, welche nicht imstande waren, auf die abgeschnittenen Teilstücke der Tentakeln eine Wirkung auszuüben, doch vermittels des Köpfchens aggregationsartige Erscheinungen hervorbringen könnten; es wäre denkbar, daß solche Stoffe im Köpfchen eine Reiz-

---

[1]) Ähnlich wie Witte-Pepton wirken auch die Enzyme: Diastase, Papayotin und Pepsin. Trypsin bei 1 % übte einen schädigenden Einfluß aus; die reagierenden Zellen fanden sich nur am oberen Ende des Tentakels. Ob die Enzyme hier selbst reagiert haben, kann nicht entschieden werden, weil sie bekanntlich noch nicht in chemisch reinem Zustand hergestellt worden sind.

[2]) Es sei hier speziell darauf hingewiesen, daß das in *Spirogyra* nachgewiesene labile Eiweiß in keiner Weise die eigentlichen Aggregationserscheinungen zeigen kann.

wirkung ausübten, welche ihrerseits wieder eine andere Wirkung auslösen könnte. Allerdings ist hierbei darauf zu achten, daß die Zellen des Köpfchens nicht durch die Versuchsstoffe getötet werden, denn sonst könnten durch Absterben reizerregende Stoffe austreten.

Vergleicht man ganze Tentakeln samt Köpfchen mit zerschnittenen Tentakeln ohne Köpfchen in ihrem Verhalten gegen stark reizende Stoffe, so kann man beobachten, daß meistens bei ersteren die Reaktion schneller eintritt und weitergeht, als bei letzteren, und zwar beginnt sie unmittelbar an der Basis des Köpfchens, was schon auf eine Mitwirkung des Köpfchens hindeutet. Wie oben erwähnt, haben Biuret, Harnstoff, Alkohol, Methylal, Arbutin und Coniferin bei 1 %iger Verdünnung auf die zerschnittenen Tentakel keine Wirkung gehabt. Jedoch war eine Wirkung sehr bald wahrzunehmen, wenn dieselben Lösungen auf ganze Tentakeln mit Köpfchen angewandt wurden. Hier zeigte sich, von der Basis des Köpfchens ausgehend, eine nicht unbedeutende Aggregationswirkung; das Köpfchen war in diesem Fall wirklich der Vermittler des Reizes. Abgetötete Zellen habe ich bei diesen Versuchen im Köpfchen nicht bemerkt, es ist daher nicht zu leugnen, daß die Zellen des Köpfchens auf einen Anreiz hin selber eine Reizwirkung auslösen können.

Frühere Forscher haben bereits gezeigt, daß nicht nur der Aggregationsvorgang durch chemische Reizung ausgelöst werden kann, sondern auch die anderen Erscheinungen, die ein gefüttertes Blatt zeigt, nämlich das Einbiegen der Tentakeln und Einrollen der Blattspreiten. In dieser Hinsicht habe ich folgende Beobachtungen gemacht:

Wird *ein einzelner ganzer Tentakel* mitsamt seiner Ansatzstelle am Blatt in eine 0,5 %ige Coffeinlösung gelegt, so findet außer der oben beschriebenen Ausfällung auch eine beträchtliche Biegung des Tentakels statt. Antipyrin dagegen, welches eine ebenso starke Ausfällung erzeugt, bringt keine Krümmung zustande.

Ammonkarbonat von 1 % wirkte giftig auf die Zellen des abgeschnittenen Tentakels. Sie verfärben sich, werden schwarzviolett und sterben ab; in den Zellen haben sich zahlreiche kleine Kugeln ausgeschieden. Jedoch eine Lösung von nur 0,1 % bringt zunächst in den Basiszellen des Tentakels Abschnürungen hervor und der Tentakel krümmt sich dabei. Am zweiten Tage sterben die Zellen jedoch ab, wobei sich das Köpfchen violett färbt. Wird diese Lösung nochmals auf das 10 fache verdünnt, so können die Tentakeln darin tagelang lebendig bleiben; die Einbiegung erfolgt lebhafter und die Abschnürung stärker. Destilliertes Wasser veranlaßt zwar auch schon ein Einbiegen der Tentakeln, doch geht die Erscheinung hier bald wieder zurück.

Sehr auffällig ist die starke Wirkung, die eine 0,5 %ige Coffeinlösung *am ganzen Blatt* hervorbringt. Bei diesem- wie bei den folgenden Versuchen, schnitt ich ganze Blätter vor, sichtig von der Pflanze ab und legte sie in ca. 10 ccm der be-

treffenden Lösungen. Daneben wurde auch in einigen Fällen ein Tropfen der Lösung auf ein Blatt an der Pflanze gebracht; wenn es gelang, ein Herabfallen des Tropfens zu vermeiden, so brachte er dieselbe Wirkung hervor, wie auf das abgelöste Blatt.

Bei einem in Coffeinlösung gelegten Blatt krümmten sich nicht nur sämtliche Tentakeln, die dabei reichlich Schleim absonderten, es rollt sich im Verlauf von 2 Stunden auch seiner ganzen Länge nach auf[1]) und bleibt mehrere Tage hindurch fest geschlossen, bis es in diesem Zustand abstirbt.

Ein solches Aufrollen des Blattes zeigte sich auch bei einer Chinonlösung von $^{1}/_{2}$ %. Vanillin (1 %) bewirkt wohl Einbiegung der Tentakeln, aber kein Aufrollen des Blattes. Cumarin und Antipyrin (1 %) zeigen nicht einmal die Tentakelbiegung; äußerlich ist gar keine Veränderung zu bemerken, während alle vier Substanzen im Innern der Zelle kleine, rasch untereinander verschmelzende Kugeln ausfällen. Dabei ist zu bemerken, daß Cumarin und Antipyrin, verglichen mit Chinon, fast unschädliche Stoffe sind; *Spirogyra* können z. B. ziemlich lange in einer 0,5 %-igen Antipyrinlösung leben, während sie in einer ebenso starken Lösung von Chinon fast augenblicklich zugrunde gehen.

Pepton und die obenerwähnten Enzyme bewirken ebenfalls Krümmungen. In einer 1 %igen Peptonlösung biegen sich die Tentakeln innerhalb 10 Minuten ein, das ganze Blatt im Verlauf von 2 Stunden. Jedoch Leucin, welches eine so starke Abschnürung in den Zellen hervorruft, ist unfähig, eine Krümmung der Tentakel herbeizuführen.

Über die gewöhnliche Veranlassung der Aggregation gehen die Meinungen auseinander. Es ist möglich, daß der Vorgang mit der Absonderung eines Verdauungssekrets, oder mit der Aufnahme gelöster Stoffe zusammenhängt. Akermann nimmt an, daß durch die Aggregation die Krümmung herbeigeführt werde. Doch wiesen schon Darwin und Correns (1896) darauf hin, daß die beiden Erscheinungen zeitlich nicht zusammenfallen. Auch meine Beobachtungen ergaben, daß die Krümmung der Tentakeln vollständig eingetreten ist, z. B. bei Pepton, bevor Aggregation in den Zellen wahrgenommen werden kann. Und andererseits zeigte sich in vielen der oben beschriebenen Versuche, so bei Leucin, starke Aggregation, aber nie eine Krümmung. Wo beides gleichzeitig zu beobachten war, waren die Abschnürungen gleich stark in allen nebeneinanderliegenden Zellen des Stiels. Wenn die Krümmung durch Wasserausstoßung verursacht würde, so müßte an der konkaven Seite des Tentakelstiels die Aggregation viel stärker auftreten, als an der konvexen. Einen solchen Unterschied habe ich jedoch nie feststellen können. Es mögen wohl Turgorschwankungen die Ursache der Bewegungen sein, doch verlaufen diese nicht wahrnehmbar. Bei der Aggregation bleibt ja das Wasser innerhalb der Vakuole, deren Inhalt sich nur sondert in eine dichtere Gallerte und ausgestoßenes Wasser.

---

[1]) *Drosera capensis* hat bekanntlich sehr lange Blattspreiten.

Ansichten von Akermann und de Vries.

Akermann benutzte zu seinen Untersuchungen *Drosera rotundifolia*, die im Freien gesammelt und in Töpfen weiter kultiviert wurden. Er bewirkte die Aggregation gelegentlich durch mechanische, meist aber durch chemische Reizung; teils fütterte er festsitzende Blätter, teils legte er auch zerschnittene Tentakeln unter dem Mikroskop in die Lösung ein und beobachtete die Wirkung, und zwar sowohl solche mit, als auch ohne Köpfchen. Nach Akermann verläuft die Aggregation in folgender Weise: Aus dem Zellsaft tritt Wasser aus, welches vom umgebenden wandständigen Protoplasma aufgenommen wird. Dieses vergrößert dadurch sein Volumen, auf das Doppelte, es bilden sich Falten, die als Bänder und Querwände die Vakuole in mehrere kleine Räume zerteilen, die sich fortwährend verändern. Durch die Wasserausstoßung wird das spezifische Gewicht des Zellsafts größer, sein Turgor ebenfalls, und die Färbung dunkler. Die Bildung neuer, farbloser Vakuolen hat Akermann nicht beobachtet. Die vermeintliche Volumenzunahme des Protoplasmas hält er für das Wesen der Aggregation, nicht die von de Vries angenommene Vakuolenteilung. Die geringe Aggregation, die Kaliumnitrat und andere in schwacher Konzentration indifferente Stoffe zeigen, führt er auf den osmotischen Druck der Lösungen zurück. Es ist merkwürdig, daß Akermann keine Erhöhung des Turgordruckes beobachtete, wenn die Aggregation durch mechanische Reizung erzielt war, jedoch eine Erhöhung des Turgordruckes, wenn die Tentakeln durch chemische Mittel Aggregation zeigten[1]). Akermann hat, um den Turgordruck gereizter und ungereizter Tentakeln zu vergleichen, Tentakeln ohne Aggregation und solche, in denen mit 0,25 % Pepsinlösung Aggregation erzeugt war, mit einer 3—5 %igen Salpeterlösung behandelt. Er gibt an, daß in 5 %iger Salpeterlösung die ungereizten Tentakeln nach 15—30 Minuten sehr starke Plasmolyse zeigen, die gereizten Tentakeln aber nur eine sehr schwache, und schließt daraus, daß der Turgordruck durch die Aggregation vermehrt worden sei. Da nun bei solcher Turgorprüfung mit Salpeter vorher auch Aggregation eintritt, wie ich weiter oben beschrieben habe, so ist es nicht möglich, auf diese Weise zu entscheiden, ob der Turgor bei dem Eintritt der Aggregation geändert wird.

Gardiner hat 1885 angenommen, daß mit der Aggregation im Gegenteil eine Turgorsenkung verbunden sei, ohne Beweise dafür zu bringen. Ich beobachtete dazu folgendes:

Tentakeln mit Coffeinausfällungen, die jedoch noch nicht koaguliert sein dürfen, weil das auf ein Absterben der Zellen deuten würde, zeigen mit einer 5 %igen Salpeterlösung nach 15 Minuten normale Plasmolyse. Bei unbehandelten Tentakeln tritt diese schon nach 7 Minuten ein, gleichzeitig mit starker

---

[1]) Akermann, L. C. S. 180.

Abschnürung in den Vakuolen. Legt man einen solchen Tentakel hierauf sofort in Coffeinlösung, so geht die Plasmolyse in Übereinstimmung mit Akermanns Beobachtung zurück und es erfolgt Ausfällung. Dies beweist jedoch noch keine Erhöhung des Turgordruckes, da ja das Coffein in reinem Wasser gelöst war, wodurch die Konzentration der Salpeterlösung in den Zellen verringert wurde. Eine Lösung von Coffein in Salpeterlösung von 5 % hebt die Plasmolyse nicht wieder auf.

Akermann beruft sich auf Schimper, der jedoch seine Meinung, daß das Protoplasma größere Imbibitionsfähigkeit erlangt und der Vakuole Wasser entzieht, durch keine Versuche stützt. Während Akermann glaubte, eine Turgorsteigerung nachweisen zu können, fand de Vries, daß durch die Aggregation der Turgor überhaupt nicht merklich verändert werde.

Gegen die Vorstellung, die sich Akermann von den Vorgängen bei der Aggregation macht, sprechen verschiedene meiner Beobachtungen. Eine Wasserentziehung durch das Zytoplasma müßte gleichmäßig an der ganzen Grenzschicht zwischen Zytoplasma und Vakuole stattfinden. Man kann jedoch öfters unter dem Mikroskop das Auftreten und Zusammenfließen farbloser Tröpfchen von Wasser, welche aus der kontrahierten Eiweißmasse an der Oberfläche der Vakuole kommen, beobachten, die sich miteinander vereinigen und den Raum mit ihrer farblosen Flüssigkeit erfüllen. Solche farblose Vakuolen inmitten der roten ursprünglichen Vakuole hat auch schon de Vries abgebildet. Daß dieser helle Raum, der aus der Vereinigung der farblosen Tröpfchen hervorgeht, nicht etwa von gequollenem Zytoplasma erfüllt sein kann, wie Akermann annimmt, beweisen folgende Versuche:

Tentakeln mit ungefärbtem Zellsaft wurden in eine 5 %ige Leucinlösung gelegt, die starke Aggregation hervorrief. Die durch Abschnürung entstandenen Kugeln wurden gehärtet durch 10-tägiges Verweilen in einer 0,1 % starken Ammoniaklösung, und dann mit verdünnter Salpetersäure gekocht. Die Kugeln zeigten deutliche Gelbfärbung, die Xanthoproteinreaktion des labilen Eiweißstoffes, und färbten sich auf Zusatz von Ammoniak rotgelb. Andere Tentakeln wurden anstatt mit Ammoniak mittels einer Jod-Jodkaliumlösung koaguliert; auch hier war die Gelbfärbung der Abschnürungen ein Beweis für ihren Eiweißgehalt[1]). In beiden Fällen blieb der Zellraum zwischen dem Zytoplasma und dem geballten Vakuoleninhalt vollkommen farblos, kann also kein Protoplasma enthalten haben[2]). Das wandständige Zytoplasma ist oft, besonders bei der Aggregation durch Cumarin, deutlich wahrnehmbar, auch seine Begrenzung gegen die farblose

---

[1]) Es zeigt diese Reaktion unwiderleglich, daß die abgeschnürten Massen stofflich im wesentlichen identisch sind mit den im ersten Kapitel beschriebenen durch basische Stoffe ausgefällten Massen.

[2]) Zum mindesten hätte eine Trübung durch die Salpetersäure eintreten sollen.

Flüssigkeit, und kann durch plasmolytisch wirkende Lösungen noch besser sichtbar gemacht werden. Diesen Vorgang hat auch de Vries beschrieben, nur glaubte er, daß die Vakuole eine selbständige Protoplasmahaut besitzt, die bei der Aggregation durch die ausgestoßene wässrige Flüssigkeit von der inneren Schicht des Zytoplasma getrennt werde. Diese Vakuolenhaut nannte er den „Tonoplasten". Obwohl die Ansicht von de Vries schon von Schimper als unhaltbar dargelegt wurde, so habe ich doch noch einige Versuche in dieser Richtung hin ausgeführt. De Vries führt als Beweis für den flüssigen Inhalt der Vakuole ihre Eigenschaft an, bei Druck ihre Gestalt zu verändern. Aber das tut auch eine halbflüssige und stark gequollene Masse. Ferner beobachtete er das Austreten von gefärbter Flüssigkeit, wenn die vermeintlichen Teilungsprodukte der Vakuole durch Erwärmen oder Druck zum Platzen gebracht wurden. Nach meiner Beobachtung aber handelt es sich in solchen Fällen um eine sekundäre Hautbildung, welche bei beginnender Erstarrung der Eiweißmasse an der Oberfläche entsteht. Ich habe bereits weiter oben einen Versuch erwähnt, bei welchem nach weitgehender Aggregation die normale und anormale Plasmolyse erzielt wurden. Hierbei sah ich, daß das plasmolysierte Zytoplasma beim Absterben zu einer Haut schrumpfte, welche die abgeschnürten Massen umgab und durch Stränge miteinander verband. In diesem Fall war es klar, daß das Zytoplasma und seine innere Hautschicht mit dem Aggregationsvorgang nicht das mindeste zu tun haben.

Nach meiner Anschauung hat der Vakuoleninhalt keine eigene Membran, sondern besteht aus einer kolloidalen, stark wasserhaltigen Gallerte aus labilem Eiweißstoff[1]), die in normaler Lage von der inneren Wand des Zytoplasma begrenzt wird. Bei der Aggregation findet eine Trennung der dispersen Phasen statt, indem die gequollene labile Eiweißmasse zu etwas wasserärmeren Tropfen zusammentritt, die auch den Gerbstoffgehalt der Vakuolen und den roten Farbstoff adsorbieren, und das Dispersionsmedium, eine wässrige Lösung des Zellsaftes, erfüllt den übrigen Raum innerhalb des Zytoplasmas.

Mit Coffein und einigen anderen Basen geht dabei der Eiweißkörper unter Ausfällung eine lockere Verbindung ein, während er durch viele nicht basische Stoffe und mechanische Reize unverändert in einen wasserärmeren Zustand übergeführt wird, nämlich in die „aggregierten Massen", aus dem er leicht wieder in den Zustand der kolloidalen Lösung zurückkehren kann. Zu den mechanischen Reizungen, die Aggregation hervorrufen, ist auch der osmotische Druck der angewandten anorganischen Lösungen zu zählen.

Bei manchen Eiweißkörpern ist schon ein hoher Quellungszustand nachgewiesen worden. So beträgt z. B. das Fibrin im Blute nur 0,1—0,4 % und doch reicht es hin, das gesamte Blut

[1]) Abweichend von den bisher beobachteten Pflanzenvakuolen.

n eine zusammenhängende Gallerte umzuwandeln. Bei Leim gibt noch 5 % Gehalt eine Gallertmasse, und bei Agar reicht schon weniger als 1 % hin.

Es ist daher kein Einwand gegen diese Anschauung, daß die Eiweißmasse in den *Drosera*vakuolen nur einen geringen Teil des Inhalts ausmacht. Auch darin kann kein Einwand erblickt werden, daß das labile Eiweiß von *Spirogyra*zellen und anderen bis jetzt beobachteten Pflanzen nicht im gequollenen Zustand existiert, wie bei *Drosera*, denn die Verschiedenheit zwischen den labilen Eiweißstoffen kann ebenso groß sein, wie zwischen den gewöhnlichen passiven Eiweißkörpern.

Bis jetzt ist die Reizbarkeit nur als Eigenschaft der lebenden Zellen bekannt. Hier haben wir nun einen noch nicht organisierten Eiweißstoff vor uns, dessen Verhalten in gewissem Sinne an die Reizbarkeit des lebenden Protoplasmas erinnert. Die labile Eiweißnatur dieses Körpers ist auch eine Eigenschaft des organisierten lebenden Protoplasmas, zu dem er also eine Art Übergang bildet.

Dieser Körper ist deshalb von besonderem Interesse, weil, soweit mir aus der chemischen Literatur bekannt ist, bis jetzt noch kein hoch labiler Körper dargestellt wurde, der zugleich eine hohe Quellbarkeit besessen hätte.

Beobachtungen über die Verhältnisse bei der Verdauung.

Über den Nutzen der Insektennahrung für die *Drosera*pflanzen bestanden früher noch Zweifel, die jedoch durch die Versuche von Büsgen[1]) und Kellermann[2]) endgültig beseitigt wurden. Danach kommt der Insektennahrung in erster Linie die Bedeutung einer Stickstoffquelle zu, als Ergänzung der spärlichen Nitrataufnahme aus einem armen Boden vermöge eines schwach entwickelten Wurzelsystems. Doch scheint die insektivore Pflanze nicht auf die Aufnahme von Nitraten aus dem Boden zu verzichten. Wenigstens zeigten mir Versuche, daß Nitratlösung in einer Konzentration von 0,3 % nicht schädlich wirkt und *Drosera* in einer solchen Lösung wochenlang gedieh. Ebenso in einer vollen Nährlösung vom gleichen Gehalt an Salpeter, in welcher sie neue Blätter entwickelte. Während aber die Pflanzen häufig die salpetersauren Salze schon in der Wurzel assimilieren, konnte ich sie bei der so gezogenen *Drosera* mittels Diphenylamin und konzentrierter Schwefelsäure noch in den Stielen und der Blattspreite nachweisen. Wahrscheinlich nahm die Pflanze mehr Nitrat auf, als sie in derselben Zeit verbrauchen konnte.

Nach Schmidt[3]) werden auch Kalisalze und Phosphate von *Drosera* aus der Fleischnahrung mit Vorteil aufgenommen.

---

[1]) Büsgen, Bot. Ztg. Bd. 41. 1883. S. 569.
[2]) Kellermann u. Raumer, Bot. Ztg. 1878.
[3]) Schmidt, Flora. Bd. 104. 1912. S. 335.

In der Tat hat schon Darwin bei Kalziumphosphat eine Reizwirkung auf die Tentakeln festgestellt. Ich habe Trikalziumphosphat mit Kalziumkarbonat verglichen und fand, daß nur bei Kalziumphosphat die Tentakeln in der Nähe der Substanz sich einbogen, sowie die umgehenden Teile der Blattspreite sich krümmten, während Kalziumkarbonat keine Wirkung hervorbrachte. Es kann also wohl Phosphorsäure in ihren Verbindungen aber nicht der Kalk einen Reiz ausüben. Da das Sekret sauer reagiert, könnte jedenfalls von beiden Verbindungen etwas gelöst werden.

Von dem proteolytischen Enzym der Drüsenköpfe, welches von Rees und Will[1]) im Schleim nachgewiesen wurde, werden die Eiweißstoffe der Nahrung bekanntlich verdaut. Aber die Aminosäuren waren bis jetzt in den *Drosera*blättern noch nicht nachgewiesen worden, da es an einer geeigneten Methode für den mikrochemischen Nachweis fehlte. Ein geeignetes Reagenz ist nun das von Ruhemann 1910 zuerst dargestellte Ninhydrin. Dieses zeigt durch Blaufärbung die Anwesenheit von Aminosäuren an und wurde von O. Loew[2]) bei verschiedenen pflanzlichen Objekten mikrochemisch angewendet, wobei ein Vorteil in der Anwendung des Reagenz bei Zimmertemperatur besteht, statt zu kochen, wodurch eine Störung der natürlichen Lagerungsverhältnisse der Aminosäuren vermieden wird.

Es bestehen drei Möglichkeiten für das Auftreten von Aminosäuren in der Pflanze: 1. bilden sich diese im Keimling, wenn die Reserveproteinstoffe angegriffen und zum Aufbau des jungen Sprosses verwendet werden sollen; 2. finden sie sich in Pflanzen, wenn diese aus Mangel an Kohlehydraten kein neues Eiweiß bilden können und deshalb die Reservestoffe[3]) angreifen müssen. Um die entstehenden Aminosäuren mittels des obigen Reagenz nachzuweisen, ließ ich einige Exemplare von *Drosera capensis*, ohne die Wärme und Feuchtigkeitsverhältnisse zu ändern, mehrere Wochen im Halbdunkel stehen, bis die nachwachsenden Blätter begannen abzusterben. Die Tentakeln der neugebildeten Blätter enthielten keinen roten Farbstoff, die Köpfchen derselben blieben auffallend klein und sonderten keinen Schleim ab. Doch zeigte sich bei Behandlung mit gesättigter Coffeinlösung, daß die Zellen noch lebendig waren und noch labiles Eiweiß enthielten, wenn auch in merklich geringerer Menge, als normale Pflanzen.

Im Köpfchen selbst waren die Proteosomen im Verhältnis zur Zellgröße noch größer als im Tentakelstiel und im Blattparenchym. Wurden die Tentakeln längere Zeit bei Zimmertemperatur in Ninhydrinlösung gelegt, so zeigte Blaufärbung in den Köpfchen, daß sich dort Aminosäuren gebildet hatten. Da im Köpfchen das verdauende Enzym gebildet wird, konnte dort auch das Reserveeiweiß verdaut werden. Sehr intensiv blau hatte

[1]) Rees u. Will, Centralbl. f. Agrik. Chem. Bd. 10. S. 230.

[2]) Loew, O., Ninhydrin als mikrochemisches Reagenz auf Aminosäuren. (Flora. 1918.)

[3]) Dazu ist auch das häufig im Zellsaft gelöste gewöhnliche Eiweiß zu rechnen.

sich auffallenderweise eine Papille am Tentakelstiel gefärbt; demnach scheinen hier am meisten Aminosäuren aufgenommen worden zu sein. Auch in einem abgeschnittenen Blatt konnten auf diese Weise Aminosäuren in den Drüsenköpfchen nachgewiesen werden, wenn es genügend lang in einer feuchten Kammer im Dunkel gehalten wurde. Nach 4 Wochen war es nahe am Absterben, gelblich gefärbt, die Drüsen hatten keinen Schleim mehr gebildet und im Blattgewebe konnte durch Jod keine Stärke mehr nachgewiesen werden. Mit Ninhydrinlösung trat im Verlauf von 24 Stunden Blaufärbung in den Köpfchen und im Blatt ein. Asparagin konnte mit Alkohol nicht auskristallisiert werden. Es empfiehlt sich, die Ninhydrinlösung ziemlich konzentriert anzuwenden, und sie für jeden Versuch frisch zu bereiten, da sie durch längeres Stehen an der Luft oxydiert und für die Reaktion unbrauchbar wird.

Der dritte Fall des Auftretens von Aminosäuren findet sich nur bei den insektivoren Pflanzen. Die stickstoffhaltige Nahrung liefert bei der Verdauung Aminosäuren, die von den Drüsen aufgenommen werden. Früher wurde einmal die Vermutung geäußert, daß der Abbau der Eiweißstoffe nicht von der Pflanze selbst, sondern von Bakterien ausgeführt werde. Doch zeigte Goebel[2]) bei *Drosera* und *Drosophyllum*, daß die gefütterten Fibrinflocken steril bleiben. Ich konnte 24 Stunden nach der Fütterung mit Fibrin keine Bakterien am unverdauten Rest des Fibrin nachweisen; bekanntlich wirkt die mit dem Schleim abgeschiedene Ameisensäure antiseptisch, wie die Benzoesäure, die O. Loew im *Pinguicula*blatt nachgewiesen hat. Den Verlauf der Aufnahme der Aminosäuren verfolgte ich durch Färbung mit Ninhydrin zu verschiedenen Zeitpunkten der Verdauung. Zur Fütterung verwendete ich stecknadelkopfgroße Flocken von gequollenem Fibrin, das in Glyzerin aufbewahrt war. Es wurde vorher mehrmals ausgewaschen und dann mit 1 %iger Lösung von Monokaliumphosphat getränkt, um einen chemischen Reiz auf die Drüsenköpfchen ausüben zu können. Der mechanische Berührungsreiz genügt nicht, da er nur ein einmaliger ist. Die berührten Tentakeln krümmen sich wohl, aber der Reiz wird nicht fortgeleitet, und auch die Schleimabsonderung nicht vermehrt, sondern das Fibrin vertrocknet auf dem Blatt; beim gefangenen Insekt kommt außer der lebhaften Bewegung desselben wahrscheinlich noch ein chemischer Reiz durch ausgeschiedene Substanz dazu, der bei der künstlichen Fütterung in anderer Weise ersetzt werden muß, um die Verdauung einzuleiten. Dann erfolgt die Biegung der Tentakeln und das Einrollen des Blattes. Um das Eindringen des Ninhydrins zu erleichtern, wurden die Tentakeln einige Sekunden in absoluten Alkohol getaucht, und dann in konzentrierter Ninhydrinlösung erwärmt, oder mehrere Tage

---

[1]) Der Grund für das späte Einsetzen des Absterbens war jedenfalls der hohe Gehalt an Eiweißstoffen.

[2]) Pflanzenbiologische Schilderungen. II. 1889. S. 197.

bei gewöhnlicher Temperatur darin belassen. Der rote Farbstoff des Zellsaftes wird durch Alkohol extrahiert oder durch Ninhydrin entfärbt, kann also bei der Reaktion nicht stören.

Wurde nun ein mit Fibrin gefüttertes Blatt am nächsten Tage mit Ninhydrin geprüft, so fanden sich die Aminosäuren im Köpfchen, und dort nur in der von Fenner[1]) als Parenchymglocke bezeichneten Zellschicht; weder die beiden äußeren Schichten, die Sekretionszellen, noch die Halskranzzellen hatten sich gefärbt. Auch am Tentakelstiel oder den übrigen Teilen des Blattes war keine Färbung zu bemerken. Wartete ich noch einige Tage, ehe ich prüfte, oder nahm kleinere Flocken von Fibrin, die rascher aufgesogen wurden, so waren Aminosäuren überhaupt nicht mehr nachweisbar. Sie wurden wahrscheinlich sofort zum Aufbau eigener Eiweißstoffe verbraucht, denn die Blätter waren infolge der starken Belichtung reich an Stärke. Ein solches gefüttertes Blatt schnitt ich nun ab und legte es in einer feuchten Kammer ins Dunkle. Nach 2 und ein andermal nach 3 Tagen stellte ich durch Färbung mit Jod-Jodkaliumlösung fest, daß sich der Stärkegehalt ganz bedeutend verringert hatte, und prüfte darauf mit Ninhydrin. Nun konnte ich die Aminosäuren nicht nur in den Köpfchen, die mit dem Fibrin in Berührung waren, sondern auch in den Gefäßen und Tracheiden des Tentakelstieles und den anschließenden der Blattspreite sichtbar machen. Dort wurden sie dann assimiliert. Auffallenderweise färbten sich dabei die Zellmembranen blau bis violett, und der Zellinhalt blieb oft fast farblos.

Die eingehenden Untersuchungen von Goebel und Fenner über die Anatomie des Drüsenköpfchens haben ergeben, daß dieses sich aus mehreren voneinander sehr verschiedenen Schichten zusammensetzt. Die beiden äußersten Schichten bestehen aus den Sekretionszellen, die leistenartigen Vorsprünge der Zellmembran nach innen und große Zellkerne haben. Sie sind sehr reich an Protoplasma und Eiweiß; dieses zeigt folgender Versuch: Sie geben mit salpetersaurem Quecksilber, und ebenso mit absolutem Alkohol, einen starken Niederschlag, während in den übrigen saftreicheren Zellen des Tentakels der Niederschlag weit geringer bleibt. Das Innere des Köpfchens wird von Tracheiden eingenommen, und zwischen diesen und den Sekretionszellen befindet sich die Mittelschicht aus schmalen, langen Parenchymzellen, die glockenartig über das Tracheidenbündel gestülpt ist. Gegen den Stiel werden alle Schichten durch den Halskranz abgegrenzt. Die Bedeutung dieser Zellen ist noch nicht entschieden. Fenner nimmt an, daß diese dazu dienen, aus den Gefäßen des Stiels und, durch Vermittlung der Mittelschicht, aus den Tracheiden des Köpfchens wässerige Flüssigkeit aufzunehmen und an die Sekretionszellen abzugeben, um den Wasserverlust des Schleims, der infolge der Verdunstung fortwährend stattfindet, zu ersetzen. Hierzu sind sie befähigt, da sie mit allen

---

[1]) Fenner, Flora. Bd. 93. 1904. S. 399.

angrenzenden Zellen durch zahlreiche feine Tüpfel verbunden sind. Es lag nun nahe, zu versuchen, ob sich diese Zellschichten durch Färbungen differenzieren lassen.

Abgeschnittene Tentakel mitsamt den Köpfchen wurden einige Sekunden in absoluten Alkohol getaucht, um sie zu entfärben. Eine konzentrierte Lösung von Vanillin in Salzsäure färbte die Köpfchen intensiv rot. Diese Färbung ist hier eine Reaktion auf Gerbstoff, was dadurch bestätigt wird, daß Blaufärbung mit Eisenchlorid in derselben Weise auftrat.

Corallin, in konzentrierter Soda gelöst, wurde von den durch absoluten Alkohol getöteten Drüsenköpfchen leicht aufgenommen, färbte aber in der Hauptsache nur die Membranen der Tracheiden im Köpfchen stark rot. Bei den äußeren Schichten nahm nur der Zellinhalt eine schwach rötliche Färbung an die jedoch beim Auswaschen gleich wieder verschwand, während die gefärbten Membranen unverändert blieben. Die Halskranzzellen wurden bei dieser Behandlung lebhaft grün, eine Folgeerscheinung der Sodalösung, wie sich durch einen Kontrollversuch feststellen ließ.

Methylenblau, selbstverständlich hoch verdünnt, färbte sowohl in wässeriger, wie in alkoholischer Lösung sämtliche Zellen des Köpfchens bis zum Halskranz. Da es ein Nachweis für Protoplasma ist, traten die durch den vorher angewandten Alkohol abgetöteten und kontrahierten Plasmakörper der Zellen deutlich hervor. Außerdem wurde der Farbstoff von den Membranen der Parenchymglocke (= Mittelschicht) gespeichert, die ihn auch beim Auswaschen mit destilliertem Wasser festhielten. Dieselbe Verteilung der Färbung erhielt ich mit Methylgrün, Bismarckbraun, Neutralrot und Nilblau, die in 50 %igem Alkohol, ebenso mit Gentianaviolett, das in 1 %iger Essigsäure gelöst waren. Da die Zellschichten das gleiche Verhalten allen angewandten Farbstoffen gegenüber zeigen, könnte man vermuten, daß ihre Funktion im Aufnehmen gelöster Stoffe besteht. Andererseits geben die äußeren Zellschichten die Sekretionszellen, Stoffe leicht wieder ab, was wohl durch ihre große Durchlässigkeit für die meisten Reagensen erleichtert wird. Mit Methylenblau, Methylgrün und Gentianaviolett färbt sich auch der durch Alkohol unlöslich ausgeschiedene Schleim, der das Drüsenköpfchen umgibt. Ebenso konnte ich mit Kongorot eine schwach-rötliche Färbung erzielen, während Orcin, das von Molisch auch als Reagenz auf manche Schleimarten angegeben wird, bei *Drosera* keine Färbung ergab.

Beobachtungen an Drosophyllum und Dionaea.

Darwin hat in seiner Schrift über die insektenfressenden Pflanzen außer *Drosera* auch die übrigen Droseraceen behandelt. Er beobachtete bei ihnen den Fang und die Verdauung der Insekten, sowie die Reizbarkeit durch chemische Substanzen. Aus späteren Untersuchungen, besonders denen von Goebel, geht hervor, daß die Digestionsdrüsen bei allen Droseraceen im

wesentlichen denselben Bau aufweisen; sie bestehen nämlich aus zwei Sekretionsschichten und einer großzelligen Mittelschicht mit kutikularisierten Längswänden. Die Tentakeln der Droseraarten besitzen außerdem ein Tracheidenbündel, das wie der Stiel dem Blattparenchym entstammt, und bei den ungestielten Drüsen fehlt. *Drosophyllum*, von welchem als einzige Art *D. lusitanicum* bekannt ist, hat sowohl gestielte, wie sitzende Drüsen, die in Reihen auf der Unterseite seiner langen, linearen Blätter angeordnet sind. Da die gestielten Drüsen bei *Drosophyllum* sich weder beim Insektenfang, noch auf einen künstlichen, chemischen oder mechanischen Reiz hin krümmen, war es von Interesse, festzustellen, inwieweit in den Zellen Aggregation oder Proteosomenbildung auftreten könne. Es liegen bis jetzt keine ausführlichen Versuche in dieser Hinsicht vor. Darwin beschränkte sich darauf, das Dunklerwerden der rot gefärbten Drüsenköpfchen festzustellen, das bei der Fütterung eintritt, oder bei chemischer Reizung mit stickstoffhaltigen Substanzen, und schloß daraus auf eine Zusammenballung des Zellinhaltes, ohne jedoch die Vorgänge in den Zellen des Stiels zu beobachten. Die Schwarzfärbung der Köpfchen mit Ammonkarbonat hielt er für die gleiche Erscheinung. Nach meiner Ansicht erklärt sich diese besser aus einer Verfärbung des roten Anthokyan-Farbstoffes in Blau infolge der alkalischen Reaktion des Ammonkarbonates, und einer gleichzeitigen Oxydation des Gerbstoffes in den absterbenden Zellen. Die gestielten Drüsen sondern einen sauer reagierenden Schleim in beträchtlicher Menge ab, der nach Goebel während des Verdauungsvorganges auch Enzym enthält. Zur Beobachtung der Aggregation und der Proteosomenbildung wählte ich meist gestielte Drüsen, wie auch bei *Drosera*. Die Erscheinungen sind hier nicht so augenfällig, da die Zellen im Drüsenstiel kürzer sind wie bei *Drosera*, und vor allem der Zellsaft, im Gegensatz zu *Drosera*, keinen Farbstoff enthält. Beim Abschneiden einiger Drüsen fand ich, daß infolge der mechanischen Reizung die Zellen des Stiels Aggregation des Vakuoleninhalts zeigten; diese ging wieder zurück, wenn die Drüsen einige Zeit in Leitungswasser lagen, doch starb ein Teil der Zellen bald ab. Um mechanische Reizung möglichst auszuschließen, löste ich dünne Streifen des Blattes samt den darauf sitzenden Drüsen ab und brachte sie in kaltgesättigte Coffeinlösung. Die Wirkung trat ziemlich langsam ein, wobei die äußeren Zellen des Stiels nur mit einer Trübung, jedoch die inneren in derselben intensiven Weise wie bei *Drosera* reagierten. Beim Köpfchen trat ebenfalls diese Erscheinung ein; die äußeren Zellschichten reagierten nur in der Form einer Trübung, die innere großzellige Schicht aber mit der Ausfällung, welche sich bald zu großen Kugeln vereinigt.

Daß diese aus labilem Eiweiß bestehen, zeigte mir folgender Versuch: Ich ließ solche Drüsen mit großen Coffeinkugeln 24 Stunden in 20 %igem Alkohol, der mit Coffein gesättigt war. Danach waren die Kugeln koaguliert, sie enthielten einen oder mehrere Hohlräume und waren im Wasser nicht mehr löslich. Nun erwärmte

ich sie etwa 1 Stunde im Wasserbad mit Millons Reagenz. Nachdem eine Trübung der Objekte, die auf einen Niederschlag von basischem Quecksilbernitrat beruhte, durch Behandeln mit verdünnter Salpetersäure entfernt war, traten die stark ziegelrot gefärbten Proteosomen besonders in der Mittelschicht der Drüsen sehr deutlich aus der farblosen oder schwach gelblichen Umgebung hervor.

Besser noch als Coffein eignet sich hier Antipyrin zur Abscheidung des labilen Eiweißstoffes. Die Wirkung läßt sich hier unter dem Mikroskop sehr schön verfolgen. Dringt das Reagenz in eine Zelle ein, so tritt zuerst eine Trübung auf, welche in dem Maße, wie das Reagenz eindringt, von einer Querwand der Zelle zur anderen, und von einer Zelle zur nächsten vorwärtsschreitet. Die anfangs entstandenen winzigen Kügelchen sind in lebhafter brownscher Bewegung begriffen. In den peripheren Zellschichten des Stiels und des Köpfchens erstarren sie sehr bald und machen den Eindruck eines Niederschlages. In dem zentralen Zellenstrang dagegen wirkt das Antipyrin schneller als in den peripheren Zellen; deshalb können die Kugeln zusammenfließen und große, stark lichtbrechende Tropfen bilden. Diese zeigen ein den Proteosomen in *Drosera* durchaus analoges Verhalten:

1. Sie lösen sich wieder nach einiger Zeit beim Zusetzen von Wasser.
2. Sie koagulieren durch Behandlung mit Säuren, mit 20 %igen, mit Antipyrin gesättigten Alkohol, oder durch 5 Minuten langes Erwärmen auf 60° in mit Antipyrin gesättigtem Wasser.
3. Sie geben mit Millons Reagenz die Eiweißreaktion.
4. Nach Mosso mit verdünnter Methylgrünlösung behandelt, färben sich die meisten im Blatt grün; sie sind trübe geworden, ebenso in der Außenschicht des Köpfchens. Die größeren Kugeln in der Mittelschicht sind blau bis violett gefärbt. Der Farbstoff dringt hier so langsam ein, daß viele Kugeln koagulieren, bevor die Färbung vollendet ist. Aus der Mischung von rot und grün ergibt sich dann violett.
5. Die Färbung mit einer Mischung nach Ruzika zeigt die analoge Differenzierung.

Ammonkarbonat in Verdünnung von 1 % gibt in den inneren Zellen Kugeln, die bei längerer Einwirkung infolge des Gerbstoffgehaltes, der aber nach Prüfung mit Eisenchlorid nur sehr gering ist, braun und dann schwarz werden. Diese Wirkung des Ammonkarbonats beobachtete, wie schon erwähnt, Darwin bei *Drosophyllum*, ohne sie jedoch richtig zu erklären.

Auch die übrigen, bei *Drosera* angewandten Substanzen riefen, soweit sie nicht schädlich auf die Zellen wirkten, entsprechende Ausfällungen hervor. Chinon in 5 %iger Lösung gab innerhalb 1 Stunde in allen Zellen kleine bräunliche Kugeln.

Kaltgesättigte Cumarinlösung, die wegen der Schwerlöslichkeit des Cumarins nur sehr schwach ist, bewirkte in wenigen Minuten Kugelausfällung, die unter dem Mikroskop zu verfolgen war. In den oberflächlichen Zellen blieben die Kugeln kleiner, als in den inneren Zellschichten. Nach 1 Stunde waren sämtliche Zellen abgetötet. Derselbe Unterschied in der Größe der Kugeln zeigte sich auch bei Vanillin, das als Beispiel für Aldehyde versucht wurde. Akrolein, in 1 %iger Lösung angewandt, wirkt dem Vanillin ganz ähnlich.

Aminosäuren bewirken ebenso, wie die mechanische Reizung, Aggregation des Vakuoleninhalts. Durch eine 5 %ige Leucinlösung kann diese deutlich gezeigt werden, während eine 1 %ige Lösung nur sehr langsam wirkt. Ebenso verhält es sich mit Asparagin. Ich überzeugte mich durch spezielle Versuche, daß es keinen wesentlichen Unterschied in den Reaktionen ausmachte, ob das Drüsenköpfchen sich noch am Stiel befand, oder ob es vorher mechanisch entfernt worden war.

Auch das Grundgewebe des Blattes enthält den labilen Eiweißstoff, wie durch Behandeln mit Antipyrin gezeigt werden konnte, doch muß man darauf achten, zu allen Versuchen junge, lebenskräftige Blätter zu nehmen. Solche, deren Spitze schon zu welken beginnt, können undeutliche Reaktionen liefern.

In den Zellen des Blattparenchyms finden sich häufig Kugeln[1]), welche den Querdurchmesser der Zellen an Größe nahezu erreichen können und teils farblos, teils gelblich bis braun sind. In manchen Zellen finden sich auch mehrere Kugeln. Besonders zahlreich sind sie in der Nähe der Ursprungsstellen einer gestielten oder sitzenden Drüse. Diese Kugeln stimmen in ihrem ganzen Verhalten mit den Tropfen überein, die ich in den Parenchymzellen von *Drosera* auftreten sah. Wie bei *Drosera* läßt sich ihre Entstehung durch einen mechanischen Reiz verfolgen. Sie koagulieren beim allmählichen Aushungern der Zellen (weitere Reaktionen wie bei *Drosera* beschrieben). Nach längerer Zeit konnten auch im Stiel und in den Köpfchen der Tentakeln von *Drosophyllum* kleine, dunkle, koagulierte Kugeln beobachtet werden. Wir haben in diesen Kugeln denselben reizbaren Eiweißstoff vor uns, der bei der Coffeinwirkung und bei der Aggregation ausgeschieden wird.

Das schon bei der Proteosomenbildung beobachtete abweichende Verhalten der Mittelschicht in den Drüsenköpfchen trat besonders deutlich bei Färbungen hervor. Mit Gentianaviolett, in 1 %iger Essigsäure gelöst, ebenso mit Nilblau, Methylenblau, Methylgrün, Neutralrot und Bismarckbraun[2]), zeigen sich nach dem Auswaschen die Zellen der Mittelschicht der Drüsen

---

[1]) Auch Kristallnadeln treten häufig auf, welche sich aus dem Verhalten gegen Säuren ergab, aus oxalsaurem Kalk bestehen.

[2]) Alle in 50 %igem Alkohol gelöst, wobei natürlich die Zellen sofort abgetötet werden.

deutlich gefärbt, und zwar scheint der Farbstoff zum Teil von den Membranen festgehalten zu werden, während alle übrigen Zellen nur eine leichte Färbung des kontrahierten Protoplasmas zeigen. Diese intensive Färbung der Mittelschicht deutet wahrscheinlich auf einen größeren Eiweißgehalt hin, worauf nicht nur die Reaktion mit Coffein oder Antipyrin schließen läßt, sondern auch die weit stärkere Fällung mit Quecksilbernirat in der Kälte und die intensive Färbung mit Jod-Jodkalium.

Auch hier habe ich mich bemüht, den Schleim durch Färbungen kenntlich zu machen. Methylgrün und Methylenblau in alkoholischer Lösung färben den Schleim, während Kongorot und Corallin in konzentrierter Sodalösung, die auch als Reagenz auf Schleim angegeben werden, keine Differenzierung hervortreten lassen.

Wie bei *Drosera*, gelang es mir auch bei *Drosophyllum*, den Abbau der Nahrungsstoffe zu löslichen Aminosäuren nachzuweisen. Zu diesem Zwecke fütterte ich eine Pflanze mit stecknadelkopfgroßen Stückchen von gequollenem Fibrin, das sorgfältig ausgewaschen und mit etwas Monokaliumphosphat getränkt war. Am folgenden Tage, als die Fibrinflocke vollständig gelöst war, erwärmte ich das gefütterte Blattstückchen mit einer konzentrierten Lösung von Ninhydrin. Dadurch färbten sich die beiden äußeren Schichten der Drüsen, sowohl der sitzenden, wie der gestielten, lebhaft blau, ein Zeichen dafür, daß sie die bei der Verdauung gebildeten Aminosäuren aufgenommen hatten.

Bei *Dionaea muscipula* entsprechen den sitzenden Drüsen der übrigen Droseraceen die Digestionsdrüsen auf der Innenseite des vorderen Blattabschnittes. Ihr Bau stimmt mit dem der Drüsen von *Drosophyllum* überein, doch besteht die Mittelschicht hier nur aus zwei Zellen. Im Gegensatz zu den vorher behandelten Arten, sondern die Drüsen im ungereizten Zustand kein Sekret ab. Kalt gesättigte Coffein- und Antipyrinlösungen verursachen auch hier die Bildung von Proteosomen, sowohl in den Zellen der Drüse, wie im Blattparenchym. Durch Erwärmen, längeres Stehen, oder 20 %igen Alkohol, immer in mit der Base gesättigter Lösung, koagulieren sie; die Kugeln werden trübe und undurchsichtig, oder sie enthalten Hohlräume. Diese koagulierten Kugeln geben mit Millons Reagens beim Erwärmen deutliche Eiweißreaktion. Durch die ziegelrote Färbung treten dann auch die in den beiden Mittelschichtzellen gebildeten Proteosomen klar hervor. Auch die langen Borsten am Rande des Blattes enthalten viel labiles Eiweiß, das in Form der Proteosomen ausgeschieden wird. Mit einer 5 %igen Leucinlösung behandelt, läßt sich in den langen, farblosen Zellen dieser Borsten eine Teilung des Vakuoleninhalts in mehrere rundliche Abschnürungen, die Aggregation, deutlich beobachten.

Zusammenfassung.

Meine Untersuchungen über die Aggregationserscheinungen liefern mir folgendes Ergebnis:

Es gelang mir, in den Zellen von *Drosera* und ihren Verwandten einen labilen Eiweißstoff im Zellsaft nachzuweisen, der im wesentlichen dem labilen Eiweiß in *Spirogyra* und anderen Pflanzen entspricht. Die Eiweißnatur dieses Stoffes wurde durch die wichtigsten Reaktionen bewiesen.

Dieser Eiweißstoff kann in Form von lockeren Verbindungen mit schwachen organischen Basen im Zellsaft ausgeschieden werden, wobei er die vorhandenen geringen Mengen von Gerbstoff und Anthocyan mit sich reißt. An diesem labilen Eiweiß spielt sich auch der eigentliche Aggregationsvorgang ab, welcher in einer Abschnürung, nicht in einer Fällung, besteht, indem das labile Eiweiß sich in Form eines wasserärmeren Kolloids aus dem Vakuoleninhalt sondert.

Während stickstoffhaltige Körper von basischer Natur eine Ausfällung herbeiführen, gibt es viele andere stickstoffhaltige Körper, ja sogar stickstofffreie, welche Aggregation bewirken. Da aber schon mechanische Veränderungen den Aggregationsvorgang herbeiführen können, folgt daraus, daß nicht nur das Protoplasma selbst Reizwirkungen zugänglich ist, sondern auch dieser labile, noch nicht organisierte, in der Vakuole gespeicherte Eiweißstoff.

Die Aggregation ist lediglich eine Veränderung des Vakuoleninhalts; eine Teilnahme des Tonoplasten, oder eine Quellung des Zytoplasmas, die einige Autoren angenommen haben, findet dabei nicht statt.

Die Aggregation kann im Tentakelstiel hervorgerufen werden, auch ohne Vermittlung des Drüsenköpfchens.

Die Krümmung der Tentakeln ist nicht immer mit der Aggregation verbunden; beim Einfluß mancher Substanzen unterbleibt sie. Ebenso fehlt die Krümmung ganz bei *Drosophyllum* und *Dionaea*. Da diese Pflanzen aber die Aggregation zeigen, kann man eher auf einen ursächlichen Zusammenhang derselben mit der Verdauung schließen.

Durch Ninhydrin wurde gezeigt, daß die bei der Verdauung eiweißhaltiger Objekte gebildeten Aminosäuren von den Zellen des Drüsenköpfchens aufgenommen werden.

Dieser labile Eiweißstoff findet sich auch in allen Zellen des Blattgewebes. Ich habe gezeigt, daß bei der Herstellung eines Längsschnittes parallel zur Oberfläche der mechanische Reiz hinreicht, in sämtlichen Zellen ihn in Form großer Kugeln zur Ausscheidung zu bringen.

Diese Arbeit wurde vom Sommer 1917 bis zum Winter 1918 in der biochemischen Abteilung des K. Botanischen Instituts in München angefertigt unter der Leitung von Herrn Professor O. Loew, dem ich für seine Anregung und Unterstützung meinen herzlichsten Dank aussprechen möchte. Ebenso fühle ich mich Herrn Geheimrat von Goebel für sein freundliches Wohlwollen und für das meiner Arbeit erwiesene Interesse zu größtem Dank verpflichtet.

Tafelerklärung.

Fig. 1. Beginn der Aggregation in einer Zelle des Tentakelstiels von *Drosera*. Die Zeichnung wurde angefertigt nach der Behandlung mit 5 %iger Leucinlösung, paßt aber auch für alle anderen Reagenzien, die die Aggregation hervorrufen.

Fig. 2—5. Die Wirkung einer 0,5 %igen Coffeinlösung.

Fig. 2. Beginn der Ausfällung; fortschreitende Vereinigung der Tröpfchen.

Fig. 3. Endergebnis der Proteosomenausfällung.

Fig. 4. Die Proteosomen nach 24 Stunden, hohl geworden und erstarrt, d. h. koaguliert. Bei allen angewandten Koagulationsmethoden ist der Endzustand der gleiche.

Fig. 5. Die koagulierten Proteosomen sind durch Druck zum Platzen gebracht.

Fig. 6 und 7. Beginn und Ergebnis der Wirkung einer 1 %igen Cumarinlösung.

Fig. 8. Rotfärbung der Proteosomen durch Kochen mit Millons Reagenz, in anthocyanfreien Zellen von der Basis des Tentakelstiels ausgeführt.

Fig. 9. Aggregation durch 5 %ige Leucinlösung in einer anthocyanfreien Zelle des Tentakels.

Fig. 10. An derselben Zelle ist durch 5 %ige Ammonchloridlösung Plasmolyse hervorgerufen. Dieser Versuch zeigt, daß der Tonoplast an der Aggregation des Vakuoleninhalts nicht teilgenommen hat.

Fig. 11. Eine gestielte und

Fig. 12. Eine sitzende Drüse von Drosophyllum, mit einer alkoholischen Lösung von Methylenblau gefärbt und dann ausgewaschen. Die Zeichnung der Drüsen ist schematisiert, ebenso bei der folgenden Figur.

Fig. 13. Einige Zellen aus dem Drüsenköpfchen von Drosophyllum; in der Mittelschicht koagulierte Proteosomen.

Die quere Schraffur bedeutet: rotgefärbt.
Die schräge Schraffur blaugefärbt.
Die schräg gestrichelte in Figur 2 einen blaßroten Farbton des Grundes.

Ergrünungsfähigkeit von Wurzeln.

Von

Alfred Siebert
aus Bad Lauterberg.

Inhaltsangabe.

I. Einleitung.

Wo immer Chlorophyll in einem Teil einer phanerogamen Pflanze sich bildet, ist dazu Licht nötig. Die einzigen Ausnahmen stellen die Koniferen und die Gattung *Ephedra* dar, deren Kotyledonen und Hypokotyle auch im Dunkeln ergrünen. So ist es natürlich, daß die normalerweise im Dunkeln wachsenden Wurzeln keinen grünen Farbstoff besitzen, ohne daß damit gesagt sein soll, daß ihnen die Fähigkeit zu seiner Bildung im Lichte zu fehlen braucht. Und tatsächlich ist diese vorhanden, und zwar, wie ich gleich von vornherein bemerke, in einem viel höheren Maße, als es nach den wenigen Angaben, die sich in der Literatur finden, den Anschein hat. Die erste Mitteilung über Wurzelergrünung fand ich bei Perseke (1), der bei seinen Versuchen über die Formentwicklung der Wurzeln in Erde und Wasser feststellte, daß die in Wasser bei Lichtzutritt gewachsenen Wurzeln von *Phaseolus multiflorus, Jussieua, Desmanthus natans, Cicuta virosa, Epilobium hirsutum Lycopus europaeus* und *Lythrum Salicaria* Chloroplasten ausbildeten und ebenso die schon unter normalen Bedingungen belichteten Wurzeln von *Elodea canadensis* und *Acorus Calamus.*

Eingehender beschäftigte sich Schimper (2) mit der Ergrünungsfähigkeit der Wurzeln und kam zu dem Ergebnis, daß ein ausgesprochener Gegensatz bestehe zwischen Rhizomen und Wurzeln, indem erstere meistens schnell und stark ergrünen, letztere dagegen nur in ihrem obersten Teil. Doch finde sich bei einigen Pflanzen Ergrünung der ganzen Wurzel, wofür nur die an Kartoffelknollen entspringenden Adventivwurzeln als Beleg angegeben werden. Spezielle Versuche Schimpers beziehen sich auf Bohne, Erbse, Kürbis, Gartenkresse, Weizen und Mais, deren Samen er im Lichte keimen ließ. Nur im obersten Teile der Hauptwurzel konnte er Chloroplasten nachweisen, die Seitenwurzeln blieben ganz farblos. Auch die Wurzeln von längere Zeit in Wasserkultur am Lichte gezogenen Maispflanzen verhielten sich so. Also das Nichtergrünen der belichteten Wurzeln ist nach Schimper das Gewöhnliche, das Ergrünen die Ausnahme.

Erst 20 Jahre später kam Lopriore (3) bei Untersuchungen über Wurzelverwachsungen auf die vorliegende Frage zurück. Er bemerkte, daß die am Licht im Wasser gezogenen Wurzeln von *Vicia faba* grün wurden. Speziellere Versuche ergaben, daß die Haupt- und Seitenwurzeln dieser Pflanze am Lichte von der Wurzelspitze zur Basis zunehmend ergrünten, unter Bevorzugung des Zentralzylinders.

Neben diesen auf das Experiment gegründeten Versuchen teilen noch Stahl (4) und Schenck (5) gelegentliche Beob-

achtungen über ergrünte Wurzeln mit. Jener fand Chloroplasten im Rindenparenchym bei freiliegenden Baumwurzeln (z. B. von *Fagus, Frangula, Alnus*). Dieser beobachtete, daß die jungen Wurzeln von *Hydrocharis morsus ranae* und anderen Schwimmpflanzen, die frei im Wasser flottieren, unter dem Einfluß des Lichtes Chlorophyll bilden, und daß dies auch bei vielen Submersen und Sumpfpflanzen häufig zu bemerken ist.

Das ist die Literatur. Sie reicht zu einer generellen Beantwortung der Frage der Ergrünungsfähigkeit der Wurzeln nicht aus. Denn Untersuchungen hierüber müssen sich vor allem auf eine größere Anzahl von Arten erstrecken. Auch sind einige Widersprüche in den Beobachtungen Persekes und Lopriores einerseits und Schimpers andererseits vorhanden. So erschien es angemessen, die Frage: Wie verhalten sich dem Lichte ausgesetzte Wurzeln in bezug auf Ergrünung? einer eingehenden Untersuchung zu unterziehen.

II. Methodik.

Für meine Zwecke war es notwendig, Wurzeln unter einigermaßen günstigen Lebens- und Wachstumsbedingungen so zu kultivieren, daß sie die Belichtung möglichst lange aushielten, ohne abzusterben. Dies ließ sich am besten in feuchten Kammern aus Glas erreichen. Ich verwandte entweder Petrischalen verschiedener Größe oder Glaszylinder, wie sie zu Nährlösungskulturen Verwendung finden, die ich oben mit einer Glasscheibe verschloß. Um die Luft im Innern der Gefäße genügend feucht zu erhalten, waren der Boden und bei größeren Gefäßen teilweise die Wände mit feuchtem Filtrierpapier bedeckt. Die nach 48 Stunden Quellung in diese feuchten Kammern gebrachten Samen keimten und entwickelten sich im allgemeinen gut. Ebenso brachten in ihnen unterirdische Sproßbildungen, wie Rhizome und Zwiebeln, reichlich Adventivwurzeln, abgeschnittene Zweigstücke von Weiden, wildem Wein u. a. Regenerationswurzeln hervor. Wo Wurzelbildung in feuchter Kammer ausblieb, oder falls ältere Wurzeln zu den Versuchen erforderlich waren, wurden diese in Wasser oder in Nährlösung kultiviert, nachdem sich gezeigt hatte, daß die alsdann verringerte Sauerstoffzufuhr die Chlorophyllbildung nicht unterdrückte. Wenn auch die Lebensdauer besonders der in feuchter Luft gezogenen Pflanzen eine beschränkte war, so genügte die Zeit — in feuchter Luft blieben die Pflanzen bis zu 8 Wochen frisch, in Wasser und Nährlösung bedeutend länger — doch für meine Untersuchungen, was die bei der Mehrzahl der Arten positiven Resultate erweisen. Ob die einzelnen negativen Ergebnisse bei geeigneteren Kultur- und Belichtungsbedingungen, als ich sie anwenden konnte, sich zu positiven umgestalten können, lasse ich dahingestellt. Die Untersuchungen wurden ausgeführt in den Monaten Oktober 1913 bis Juli 1914 und nach dem Kriege von Januar 1919 bis Juli 1919

fortgesetzt. In den Sommermonaten wurden die Pflanzen in einem gut gelüfteten Glashause kultiviert, im Winter im geheizten Gewächshause oder Zimmer bei Temperaturen von 17—22° C.

Die meisten in den Wintermonaten ausgeführten Versuche wurden im Sommer nachgeprüft, besonders aber alle jene, die im Winter ein negatives Resultat ergeben hatten, das sich möglicherweise auf die in dieser Jahreszeit ungeeigneten äußeren Bedingungen zurückführen ließ.

Der Nachweis des Chlorophylls geschah in allen Fällen mit dem Mikroskop an mit dem Rasiermesser hergestellten Quer- und Längsschnitten. Es wurde im besonderen darauf geachtet, daß die Chloroplasten sich in vollkommen intakten Zellen befanden, um eine Verwechslung mit einzelligen grünen Algen auszuschließen. Auf spezielle Einzelheiten der Methodik wird in dem jeweiligen besonderen Falle einzugehen sein.

Für Namen und Stellung der Pflanzen im System habe ich den „Syllabus der Pflanzenfamilien von Engler-Gilg" zugrunde gelegt.

III. Spezielle Untersuchungsergebnisse.

1. Für Dikotyledonen.

Meine Untersuchungen beschränken sich auf Phanerogamen. Sie umfassen 58 Arten aus 27 Familien der Monokotylen, Dikotylen und Gymnospermen. Meine Absicht, die Untersuchung auf noch mehr Arten auszudehnen, ließ sich nicht verwirklichen, da der Krieg meine Arbeit unterbrach und nach dem Kriege die Beschaffung keimfähiger Samen schwierig war. Immerhin ist die Anzahl der untersuchten Pflanzenarten groß genug, um als allgemeines Ergebnis auszusprechen, daß nicht, wie Schimper angibt, diejenigen Pflanzen die Ausnahmen bilden, deren Wurzeln im Lichte ergrünen, sondern gerade umgekehrt jene, deren Wurzeln nicht ergrünen. Wenn somit die Fähigkeit des Ergrünens, mit wenigen Ausnahmen*), den Wurzeln aller untersuchten Pflanzen zukommt, so zeigt der Modus des Ergrünens vielerlei Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Arten und Familien, worauf unten noch im Zusammenhang einzugehen sein wird. Diese Verschiedenheiten lassen es notwendig erscheinen, zunächst auf die Untersuchungsergebnisse für die einzelnen Arten in Familien zusammengefaßt einzugehen.

Ich beginne mit der Familie der *Leguminosae*, und zwar deshalb, weil die aus dieser Familie untersuchten Arten besonders schnelle und reichliche Ergrünung zeigen. Folgende Leguminosenarten wurden untersucht: *Pisum sativum, Vicia faba, Phaseolus*

*) Wie aus Tabelle I, Seite 205 hervorgeht, ergrünten von 58 untersuchten Pflanzenarten die Wurzeln von 46, während 12 diese Fähigkeit nicht besaßen. Und von diesen 12 gehörten nicht weniger als 8 den Glumifloren an, so daß der Ausdruck „mit wenigen Ausnahmen" berechtigt erscheint.

multiflorus, Phaseolus Zebrinus, Lupinus albus und *Melilotus albus*. Der Ergrünungsmodus der meisten Leguminosen sei an *Pisum sativum* näher beschrieben.

Die für diese Untersuchung benutzte Wurzel war vom 20. Mai 1914 bis 10. Juni 1914 im Lichte kultiviert und hatte Seitenwurzeln 1. und 2. Ordnung getrieben. In Haupt- und Nebenwurzeln nahm die Stärke der Ergrünung nach der Spitze zu ab. Sowohl an der Hauptwurzel als auch an den Nebenwurzeln 1. Ordnung ließ sich die Ergrünung schon makroskopisch erkennen, dagegen nicht an den Seitenwurzeln 2. Ordnung. Von der Wurzelspitze nach der Basis vorschreitend findet sich das erste Chlorophyll nicht weit hinter der Spitze, dort, wo sich die primären Holzgefäße schon deutlich verdickt zeigen, ohne daß indessen die Holzteile in der Mitte schon zusammenstoßen. Doch ist der Beginn der Ergrünung individuell und nach den äußeren Umständen (Lichtstärke, Temperatur) verschieden, so daß das erste Chlorophyll in manchen Fällen erst viel weiter oben in der Wurzel auftritt. Das erste Anzeichen für sein Auftreten ist ein gelblichgrüner Schimmer an den Wänden der Zellen des Perizykels vor den Holzteilen, ohne daß an Handschnitten in Wasser auch bei Ölimmersion differenzierte Chloroplasten wahrnehmbar wären. Etwa 1—2 cm weiter wurzelaufwärts finden sich aber in diesen Zellen und ebenso in denjenigen Zellen der Endodermis und primären Rinde, die nach außen auf jene folgen, wohl ausgebildete Chloroplasten; neben diesen kommen aber auch noch diffus grün gefärbte Stellen im Protoplasma vor, die den Eindruck machen, als ob dieses selbst ergrünt sei. Nach der Wurzelbasis zu steigt die Zahl der Chloroplasten in den eben angeführten Zellen erheblich, und sie treten auch in solchen Zellen der primären Rinde auf, die nicht direkt vor den Holzteilen, aber doch in der Nähe des Zentralzylinders liegen. Nach Beginn der Cambiumbildung nimmt die Zahl der chlorophyllführenden Zellen in der Endodermis und besonders in der primären Rinde stark zu, so daß nur deren äußerste Schichten nicht ergrünt sind. Der Cambiumring schließt sich vor den Holzteilen; Siebteile, Cambium, Holzparenchym und, wenn vorhanden, das Mark zeigen Chloroplasten. Chlorophyllfrei sind jetzt nur noch die Epidermis, die äußeren Schichten der primären Rinde, die Hartbaststränge und die verholzten Xylemelemente. Doch finden sich auch in den hier chlorophyllführend genannten Gewebeteilen, je nach den äußeren Umständen, mehr oder weniger solche Zellen, die chlorophyllfrei sind. Endlich ergrünen auch noch die äußeren Schichten der primären Rinde und viele sekundär gebildete Rindenelemente. So findet sich schließlich beim Übergang von der Wurzel zum Hypokotyl das folgende Bild: Die Epidermis ist chlorophyllfrei; die primäre Rinde zeigt in sehr vielen Zellen, von außen nach innen zunehmend, Ergrünung. Doch bleiben ihre äußersten Schichten meistens ohne Chlorophyll. Auch ist die Farbe der Chloroplasten in der primären Rinde im allgemeinen nicht so intensiv grün wie im Zentralzylinder. Am stärksten häuft sich der grüne Farbstoff an im

Siebteil, im Perizykel vor den primären Holzteilen und im Cambium, so daß sich diese Teile bei schwacher Vergrößerung als stark grüner Ring abheben. Auch in dem Rest des Perizykels, im Mark, in einigen sekundär gebildeten Elementen des Holzteils und in vereinzelten Zellen der Endodermis, und zwar hauptsächlich solchen, die vor den primären Holzteilen liegen, finden sich Chloroplasten. So bleiben im Zentralzylinder chlorophyllfrei nur die Hartbaststränge und die verholzten Teile des Xylems. — Die Seitenwurzeln 1. Ordnung zeigen dasselbe Bild wie die Hauptwurzel; in den Seitenwurzeln 2. Ordnung dagegen beschränkt sich die Ergrünung auf die primäre Rinde.

Wie *Pisum sativum* verhält sich *Lupinus albus*. Ein Unterschied ist nur insofern vorhanden, als die anatomische Differenzierung der Wurzel beim ersten Auftreten des Chlorophylls schon weiter fortgeschritten ist als bei *Pisum*. Auch ist die Menge der gebildeten Chloroplasten nicht so groß wie dort, was sich besonders in der primären Rinde bemerkbar macht, wo ungleich viel mehr Zellen chlorophyllfrei bleiben als bei der Erbse, und im Cambium, das auch ziemlich weit wurzelaufwärts noch nicht ergrünt ist. — Die Seitenwurzeln 1. Ordnung zeigen auch hier, wie bei *Pisum*, Übereinstimmung mit der Hauptwurzel; Seitenwurzeln höherer Ordnung waren nicht vorhanden.

Von *Melilotus albus* konnte ich nur sehr junge Wurzeln untersuchen, da sie die Kultur im Lichte nur sehr kurze Zeit aushielten. Immerhin ließ sich schon feststellen, daß der Modus der Ergrünung mit *Pisum* übereinstimmte. Wenn auch abweichend von *Pisum* das Chlorophyll zunächst in der primären Rinde auftrat, so häufte es sich doch bald im Perizykel und in der Endodermis vor den primären Holzteilen an. In dem von mir untersuchten Stadium der Wurzel waren Chloroplasten außerdem noch vorhanden in der ganzen Endodermis und in fast allen Zellen des Perizykels.

Auch *Phaseolus multiflorus* verhält sich bezüglich der Ergrünung der Wurzel wie *Pisum sativum*. Doch ist der Chlorophyllgehalt im Vergleich zur Erbse geringer. Dies fällt besonders auf in den Siebteilen, der Endodermis und in der primären Rinde. Wie die Hauptwurzeln verhalten sich die Seitenwurzeln 1. Ordnung. Die Menge der in ihnen gebildeten Chloroplasten ist aber äußerst gering. Auch Perseke beobachtete Chlorophyllbildung in den Wurzeln von *Phaseolus multiflorus*, während Schimper das Gegenteil mitteilt. Nach meinen Untersuchungen muß dieser Widerspruch zugunsten von Perseke entschieden werden.

Der Modus der Chlorophyllbildung in den Wurzeln von *Vicia faba* weicht von dem bei den anderen Leguminosen erheblich ab. Lopriores Mitteilungen über das Ergrünen der Wurzel dieser Pflanze bedürfen insofern der Richtigstellung, als die grüne Farbe auch schon äußerlich erkennbar wird. Die folgenden Beobachtungen sind an einer vom 3. Februar 1919 bis 5. März 1919 am Lichte gewachsenen Wurzel gemacht, die schon Seitenwurzeln 1. und 2. Ordnung reichlich ausgebildet hatte. Die Hauptwurzel

war makroskopisch stark grün. Chlorophyll findet sich zuerst etwa 4 cm von der Wurzelspitze entfernt, dort wo die Ausbildung der primären Holzteile schon beendet ist und die Bildung des Cambiums eben beginnt. Und zwar findet sich Ergrünung gleichzeitig in dem wenig mächtigen Zentralparenchym, in den unverdickten Zellen des Siebteils und dem zwischen Phloëm- und Xylemgruppen liegenden Grundparenchym. Die Chloroplasten sind zum größten Teil wohl differenziert, doch von blasserer Farbe als in Stengel und Blatt. Das Cambium bildet sich nun weiter aus, sein Ring schließt sich, und die ersten sekundären Elemente werden gebildet. In den Siebteilen hat sich die Ergrünung bedeutend verstärkt; hinzugekommen sind Chloroplasten in einigen neu angelegten Elementen des Holzes, sowie in den Zellen der sekundären Rinde. Im Gegensatz zu *Pisum*, wo Perizykel, Endodermis und primäre Rinde vor den primären Holzteilen besonders viel Chlorophyllkörner aufwiesen, bleiben diese Stellen hier fast ganz farblos, während die Siebteile, bzw. die sekundär gebildete Rinde die Hauptanhäufungsstellen der Chloroplasten darstellen. Erst dort, wo das sekundäre Dickenwachstum schon einige Zeit angedauert hat, zeigen sich die ersten grünen Farbkörper auch im Perizykel und den inneren Schichten der primären Rinde. Die Endodermis ist noch frei. Es tritt nun Chlorophyllbildung noch ein im Cambium, in den vor den primären Holzteilen erzeugten Markstrahlen und in vereinzelten Zellen der Endodermis. In den anderen chlorophyllführenden Teilen der Wurzel vermehren sich die Chloroplasten, besonders stark im Siebteil. Auch in der primären Rinde zeigt sich eine Zunahme, doch bleibt die Menge der dort gebildeten Chloroplasten gering. Somit stellt sich das Bild beim Übergang von der Wurzel zum Hypokotyl folgendermaßen dar: Außer Epidermis, Hartbaststrängen und Holzgefäßen sind alle Teile der Wurzel ergrünt. Die Hauptmenge der Chloroplasten findet sich in den Siebteilen und im Cambium, sowie den von ihm nach außen gebildeten Elementen zwischen Holz- und Siebteilen; sehr gering bleibt die Menge in primärer Rinde, Endodermis, Perizykel und den vor den primären Holzteilen sekundär angelegten Elementen. Bei schwacher Vergrößerung zeigt sich uns auf dem Querschnitt ein grüner Ring, der sich wellenförmig hinter den Hartbastteilen, vor den primären Holzteilen hinzieht und vor den letzteren hellere Stellen aufweist. — Bei einer tetrarchen Seitenwurzel 1. Ordnung fand sich dieselbe Art der Ergrünung, nur mit dem Unterschied, daß das Chlorophyll relativ früher und ausgiebiger in der primären Rinde zu finden war. — Ein ganz anderes Bild aber zeigen die im allgemeinen diarchen Seitenwurzeln 2. Ordnung. Zentralparenchym und Cambium fehlten bei den untersuchten Exemplaren. Ergrünung findet sich im Siebteil, im Grundparenchym, in einigen Elementen des Holzteils und in den innersten Schichten der primären Rinde. Endodermis und Perizykel bleiben ganz frei von Chloroplasten. Im Zentralzylinder verstärkt sich die Ergrünung fast nicht, dagegen erheblich in der primären Rinde, deren Zellen, besonders stark

die der inneren Schichten, fast alle Chloroplasten führen. Bei schwacher Vergrößerung sieht man somit einen dunkelgrünen Ring sich um den Zentralzylinder legen, auf den ein weißer Ring folgt, der den chlorophyllfreien Schichten der Endodermis und des Perizykels entspricht. An diesen schließen sich nach der Wurzelmitte zu zwei halbmondförmige Flächen an, die nach innen von den Holzteilen begrenzt sind und den ergrünten Siebteilen mit Grundparenchym entsprechen.

Vicia faba gleicht *Phaseolus zebrinus* in der Ergrünung. Nachdem diese fast gleichzeitig im Perizykel vor den Holzteilen, im Cambium, Sieb- und Holzteil eingetreten ist, findet sich ihre größte Verstärkung im Siebteil und dem anliegenden Grundparenchym. Doch ist die Menge der sich bildenden Chloroplasten gering.

Einen dritten Typus in der Familie der Leguminosen repräsentiert *Vicia pisiformis.* Ihre Wurzel bildet im Zentralzylinder Chlorophyll nur im Perizykel vor den primären Holzteilen und nur in ganz geringer Menge aus, während dies in den innersten Zellschichten der primären Rinde überreichlich geschieht, wodurch eine gewisse Ähnlichkeit mit der ergrünten Seitenwurzel 2. Ordnung von *Vicia faba* hervorgerufen wird. Die in der Wurzel von *Vicia pisiformis* gebildeten Chloroplasten waren so groß, wie ich sie in keiner Wurzel einer anderen Pflanzenart sah, und ihre Zahl war so erheblich, daß sie der Wurzel eine derartig starke grüne Farbe verliehen, daß sie sich in dieser Hinsicht nicht von der oberirdischer Teile unterschied. Auf die Ergrünung der bei Lichtzutritt im Wasser wachsenden Wurzeln der auch zu den Leguminosen gehörenden *Desmanthus natans,* die Perseke erwähnt, wurde eingangs hingewiesen.

Aus der Familie der *Salicaceae* wurde *Salix alba* untersucht. In Wasser oder feuchter Luft kultivierte Sproßstücke brachten bald reichlich Adventivwurzeln hervor. Diese ergrünten nicht sehr schnell; an solchen, die die Epidermis am 12. Februar 1919 durchbrochen hatten, zeigte sich das erste Chlorophyll am 21. März 1919, also erst nach 38 Tagen. Doch wird die Ergrünung später stark genug, um schon mit bloßem Auge erkannt zu werden. Die mikroskopische Untersuchung ergibt das erste Auftreten des Chlorophylls in der primären Rinde; erst in einem Stadium höherer anatomischer Entwicklung findet es sich auch im Perizykel vor den Holzteilen und tritt in die vom Cambium angelegten sekundären Rindenelemente ein. In ganz jungen Wurzeln enthalten einige Zellen der primären Rinde vor dem Auftreten des Chlorophylls Anthozyan, das später wieder verschwindet. — Bei *Salix alba* zeigt sich sehr gut die auch an den Wurzeln vieler anderer Pflanzenarten gemachte Beobachtung, daß im ersten Stadium des Ergrünens nicht wohl ausgebildete Chloroplasten, sondern gelblich-grüne bis grüne Massen von unregelmäßiger Form vorhanden sind. Ich möchte nicht entscheiden, ob diese Erscheinung auf einer Plasmaergrünung beruht oder darauf, daß eine große Anzahl von winzig kleinen, in der Entwicklung begriffenen Chloro-

plasten sehr nahe zusammenliegen. Untersuchungen hierüber gehören in den Bereich der vielumstrittenen Frage nach der Entstehung der Chloroplasten überhaupt (6) und gehen über den Rahmen meiner Arbeit hinaus. Doch hoffe ich, daß ich später darauf werde zurückkommen können.

Verhältnismäßig schnell und reichlich ergrünt die Keimwurzel von *Cannabis sativa* (*Moraceae*). Von Wurzelspitze zum Wurzelhals vorschreitend, finden sich zuerst Chloroplasten im Perizykel vor den Siebteilen. Bald ergrünt auch der Rest des Perizykels und die Siebteile. Sehr spät und nur vereinzelt finden sich endlich auch Chloroplasten in der primären Rinde. Nur in sehr geringem Maße besitzen die aus den Familien der *Chenopodiaceae* und *Caryophyllaceae* untersuchten Arten die Fähigkeit der Ergrünung. *Beta vulgaris* bildete, trotzdem sie mehr als 4 Wochen am Lichte kultiviert war, in der Wurzel nur im oberen Teile, und zwar nur in ganz vereinzelten Zellen der primären Rinde Chloroplasten aus, die von winziger Größe blieben. Um so stärker ist in der Wurzel dieser Pflanze die Ausbildung von Anthozyan, das schon äußerlich Haupt- und Nebenwurzel stark rot färbt. Zellen mit rotem Farbstoff finden sich besonders im Perizykel und in der Endodermis, weniger im Grundparenchym beiderseits der Siebteile und in der primären Rinde. Von den beiden untersuchten Caryophyllaceenarten ließ sich in der Wurzel von *Silene italica*, trotzdem sie während 22 Julitagen dem Lichte ausgesetzt war, nicht eine Spur von Ergrünung nachweisen und bei *Agrostemma Githago* fanden sich Chloroplasten nur vereinzelt zunächst im Perizykel vor den Holzteilen, später auch im ganzen Perizykel.

In der Ausbildung von Chloroplasten verhalten sich gleich die Keimwurzeln von *Ranunculus acer* (*Ranunculaceae*) und von *Papaver Rhoeas* und *Papaver somniferum* (*Papaveraceae*). Alle drei ergrünen nur in ihrem oberen Teil und nur in den inneren Schichten der primären Rinde. Entgegengesetzt verhalten sich die beiden untersuchten *Cruciferae Biscutella piliata* und *Sinapis alba*. Bei ihnen bleibt die primäre Rinde ganz frei von Chloroplasten und nur im Zentralzylinder finden sie sich in geringer Menge.

Schon mit dem bloßen Auge erkennbare Ergrünung zeigt die Linacee *Linum usitatissimum*. Sowohl in der Hauptwurzel als auch in den Seitenwurzeln beschränkt sich das Vorkommen von Chloroplasten aber auf die primäre Rinde. In der ersten Rindenschicht unter der Epidermis läßt sich in einzelnen Zellen Anthozyan beobachten.

Langsam und in sehr geringer Menge bildet *Ricinus communis* (*Euphorbiaceae*) in der Wurzel bei Belichtung Chlorophyll aus. Nur die primäre Rinde hat die Fähigkeit dazu. Um so stärker ist die Ausbildung von Anthozyan. Sowohl Haupt- als auch Seitenwurzeln sind von der Entstehung an lebhaft rot. Ihre mikroskopische Untersuchung ergibt das Vorkommen des roten Farbstoffes in allen Teilen der Wurzel mit Ausnahme der Epidermis. Dasselbe Bild wie *Ricinus* ergibt die als Vertreter der

Balsaminaceae untersuchte *Impatiens Balsaminea.* Chloroplasten finden sich nur vereinzelt in wenigen Zellen der primären Rinde. Doch sind sie von ihrem ersten Auftreten ab scharf ausgebildet. Dies wurde für die Hauptwurzel sowohl wie für die reichlich sich entwickelnden Adventivwurzeln festgestellt. Auch führen beiderlei Wurzeln viel Anthozyan. Der Farbstoff findet sich in bestimmten Zellen der zweiten Schicht der primären Rinde, deren Zahl stark wechselt.

Ganz besonders lange Zeit zum Ergrünen gebrauchten die Wurzeln des wilden Weins, *Parthenocissus quinquefolia* (*Vitaceae*). In Wasser kultivierte Sproßstücke dieser Pflanze trieben schnell und reichlich Adventivwurzeln, die zunächst von glänzend weißer Farbe blieben. Erst nachdem sie fast drei Monate lang, 14. März 1919 bis 11. Juni 1919, dem Tageslichte ausgesetzt waren, hatten sich Chloroplasten in ihnen entwickelt. Ihr Vorkommen beschränkte sich auf den Zentralzylinder. Ebenso verhielten sich die von den Adventivwurzeln abgehenden Nebenwurzeln 1. Ordnung.

Bei den *Malvaceae* zeigte *Malva alcea* Chloroplasten nur im Siebteil der belichteten Wurzel, während sich bei *Malva silvestris* später auch in der Endodermis und in der primären Rinde solche bilden. In denselben Gewebeteilen wie bei *Malva silvestris* findet sich Ergrünung auch bei *Oenothera biennis* (*Oenotheraceae*). Doch tritt das Chlorophyll hier zunächst in der primären Rinde auf, um dann auch in Endodermis und Siebteil sich auszubilden. Auch im Perizykel finden sich einige wenige Chloroplasten. Anthozyanbildung ist in Zellen der primären Rinde, und zwar nur solchen, die in der Nähe der Endodermis liegen, nachzuweisen. Für zwei weitere Angehörige dieser Familie, nämlich *Jussieua* und *Epilobium hirsutum,* gibt Perseke (1), wie oben erwähnt, Ergrünung an, ohne indessen über die Lokalisation der Chloroplasten etwas auszusagen.

Ein Rhizom von *Gunnera chilensis* (*Halorrhagaceae*), das schon reichlich und starke Adventivwurzeln getrieben hatte, wurde bei Lichtzutritt im Wasser weiterkultiviert. Sowohl die schon vorhandenen als auch die sich neu bildenden Wurzeln ergrünten so stark, daß die grüne Farbe schon mit dem bloßen Auge zu erkennen war. Chloroplasten fanden sich in allen Zellen der primären Rinde gleichmäßig verteilt.

Aus der Familie der *Solanaceae* wurden fünf Arten untersucht: *Nicotiana rustica, Hyoscyamus albus, Datura Stramonium, Solanum nigrum* und *Solanum lycopersicum.* Es ergab sich für diese Familie nur eine sehr geringe Ergrünungsfähigkeit. *Nicotiana rustica* und *Hyoscyamus albus* bildeten überhaupt kein Chlorophyll aus, und die drei übrigen Arten zeigten nur vereinzelte Chloroplasten von geringer Größe in Zellen der primären Rinde. Die Ergrünung reichte aber besonders bei *Datura* bis nahe zur Wurzelspitze.

Im Gegensatz zu der oben erwähnten Schimperschen Angabe fand ich bei *Cucurbita Pepo* (*Cucurbitaceae*) ziemlich

rasche und starke Wurzelergrünung. Meine Beobachtungen sind gemacht an Adventivwurzeln, die die bald nach der Keimung bei allen von mir untersuchten Exemplaren abgestorbene Hauptwurzel ersetzten. Die Bildung der Chloroplasten war beschränkt auf den Zentralzylinder, fand sich hier aber, natürlich mit Ausnahme der Gefäße, in allen seinen Teilen. Nach Beginn des sekundären Dickenwachstums häufte sich das Chlorophyll an im zentralen Grundparenchym und in dem zwischen primären und sekundären Holzteilen gelegenen, sowie in den Markstrahlen vor den primären Holzteilen.

Schließlich wurden als letzte Dikotylen sechs Arten der *Compositae* untersucht: *Helianthus annuus, Hieracium amplexicaule, Chrysanthemum Parthenium, Chondrilla juncea, Sonchus palustris* und *Erigeron speciosus.* Bei allen bilden sich in der Wurzel Chloroplasten, und zwar mit Ausnahme von *Helianthus* nur in der primären Rinde, bei *Helianthus* auch in den Siebteilen. Die Ergrünung ist relativ schwach, so daß sie mit bloßem Auge nur an den Wurzeln der Sonnenblume zu erkennen ist. Erwähnenswert ist noch das äußerlich erkennbare Vorkommen von Anthozyan in den belichteten Wurzeln bei *Chrysanthemum* und *Erigeron.* Bei *Erigeron* findet es sich nur in Zellen der primären Rinde, bei *Chrysanthemum* dagegen auch in solchen der Endodermis und des Perizykels.

2. Monokotyledonen.

Ein grundsätzlicher Unterschied zwischen Monokotylen und Dikotylen besteht in bezug auf die gestellte Frage nicht. Doch mußte ich den Eindruck gewinnen, daß die von mir beobachteten Monokotylen im ganzen genommen in geringerem Maße die Fähigkeit der Wurzelergrünung besitzen als die untersuchten Dikotylen. Ich bin weit davon entfernt, dies als feststehende Regel aufzustellen, da es dazu noch eingehender Untersuchungen mit mehr Arten und mit künstlichem (konstantem) Licht bedürfen wird, und da einige Monokotylen auch zweifellos gewisse Dikotylen an Ergrünungsfähigkeit übertreffen.

Gleich die *Gramineae* stellen eine Familie dar, deren Arten nur in geringem Grade die Fähigkeit zeigen, Chloroplasten in ihren Wurzeln zu bilden. Nur bei einer von sieben Arten geschah das bei den von mir angewandten Kulturbedingungen, bei *Triticum sativum*; und auch hier nur bei zweien von drei untersuchten Sorten. Die dritte Sorte, wie die sechs übrigen Arten: *Zea Mais, Hordeum sativum, Secale cereale, Avena sativa, Lamarckia aurea* und *Boissiera bromoides* behielten farblose Wurzeln, trotzdem sie genau denselben Kulturbedingungen unterworfen waren — dies sei besonders betont — wie die ergrünten Wurzeln von *Triticum.* Weder die Kultur in feuchter Kammer, noch in Wasser, noch in Nährlösung, während einer Zeit von 6 bis 8 Wochen, unter den günstigsten Lichtbedingungen — die Versuche wurden im Mai, Juni und Juli ausgeführt, oft bei direkter Sonnen-

bestrahlung — war von Erfolg begleitet. Immerhin beweist aber die Chlorophyllbildung in den Wurzeln von *Triticum*, daß man die Fähigkeit der Ergrünung den Gramineenwurzeln nicht absprechen darf, und bei irgendwie günstigerer Ausführung der Experimente könnte möglicherweise Chlorophyllbildung in ihnen erfolgen.

Wie schon bemerkt, habe ich von *Triticum* drei verschiedene Sorten untersucht, nämlich die beiden unter dem Namen Roter Schlanstedter und Belotourka im Handel bekannten und eine dritte nicht näher bezeichnete Sorte. Nur bei den beiden ersten gelang es mir, die Wurzeln zum Ergrünen zu bringen, die dritte bildete kein Chlorophyll in ihnen aus. Auch bei den beiden ersten Sorten bestand noch insofern ein Unterschied, als sich bei Belotourka schon nach 10 Tagen, beim Roten Schlanstedter aber erst nach 21 Tagen das erste Chlorophyll zeigte. Es bildete sich bei den beiden ergrünungsfähigen Weizensorten nur in der Rinde der Wurzel, hier aber bei Belotourka in erheblichen Mengen, beim Roten Schlanstedter weniger. Das angeführte Beobachtungsergebnis, besonders eigenartig, da es sich um Sorten derselben Art handelt, zeigt, daß nicht nur äußere Einwirkungen die Ergrünung bedingen, sondern, daß Anlagen irgendwelcher Art vorhanden sein müssen, schon bevor die die Chlorophyllbildung bewirkenden Faktoren in Tätigkeit treten, die und deren Wirkungsweise sich vorläufig noch unserer Kenntnis entziehen. — Es sei noch hingewiesen auf die außerordentlich reichliche Anthozyanbildung in den belichteten Wurzeln von *Zea Mais*. Sowohl Haupt-, als auch Seiten- und Adventivwurzeln färbten sich bläulich rot. Der rote Farbstoff findet sich nur in Rindenzellen, und zwar in zahlreicheren der äußeren Schichten als der inneren. Meistens liegen mehrere Zellen mit Anthozyan zusammen, doch können sie auch einzeln zwischen farblosen liegen. Die Epidermiszellen blieben stets farbstofffrei. — Auch von den beiden untersuchten *Cyperaceae* ergrünte weder *Carex remota* noch *Carex silvatica*.

Von den vier untersuchten Arten der *Liliaceae*: *Allium Cepa, Allium senescens, Lilium bulbiferum* und *Reineckia carnea* ergrünten die Wurzeln der drei letzteren, während es die von *Allium Cepa* nicht taten. Nachdem die Samen dieser Pflanze angekeimt und sodann 22 Tage lang am Licht kultiviert waren, zeigten sie noch keine Spur von Ergrünung. Eine längere Ausdehnung des Versuchs war nicht möglich, da die Wurzeln anfingen, abzusterben. Um aber Wurzeln von *Allium Cepa* noch länger als 22 Tage belichtet wachsen lassen zu können, setzte ich im Februar Zwiebeln nach der bei Hyazinthen üblichen Art an, und zwar einerseits in Wasser, andererseits in feuchter Luft. In beiden Fällen wurden reichlich und starke Adventivwurzeln getrieben, die bei Beendigung des Versuchs eine Länge von 40 cm und mehr erreicht hatten, und zahlreiche Nebenwurzeln austrieben. Trotzdem sie 72 Tage lang dem Lichte ausgesetzt waren, blieben sie

äußerlich glänzend weiß, und auch die von Woche zu Woche wiederholte mikroskopische Untersuchung erwies keinen Chlorophyllgehalt: Die Wurzeln von *Allium Cepa* besitzen nicht die Fähigkeit, zu ergrünen.

Gegenteilig verhält sich *Allium senescens*. Die die Hauptwurzeln bald ersetzenden Adventivwurzeln waren schon makroskopisch erheblich grün. Es fanden sich reichlich Chloroplasten in der Wurzelrinde und auch in der Epidermis in einigen Zellen. Ebenfalls nur in der Wurzelrinde traten Chloroplasten auf in den aus Brutknöllchen von *Lilium bulbiferum* gezogenen Wurzeln. Doch war ihre Zahl gering. Hier fand sich der seltene Fall, daß die äußeren Rindenschichten in der Ergrünung vor den inneren bevorzugt werden, die ganz oder fast ganz von Chloroplasten frei bleiben.

Eine letzte Beobachtung für die Liliaceen bezieht sich auf *Reineckia carnea*. Das dazu verwandte Exemplar wurde in den Gewächshäusern des Kieler Botanischen Gartens kultiviert. Der Stengel der *Reineckia* kriecht normalerweise am Boden entlang und entsendet zahlreiche Adventivwurzeln in die Erde. Dieses Exemplar hatte sich infolge der Enge des Topfes, in dem es kultiviert wurde, über den Boden erhoben, und so mußten die auch in diesem Falle gebildeten Adventivwurzeln, dem Lichte ausgesetzt, erst ein Stück durch die Luft wachsen, bis sie den Boden erreichen und in ihn eindringen konnten. Der im Lichte wachsende Teil der Wurzel war schon mit bloßem Auge erkennbar grün. Seine mikroskopische Untersuchung ergab Chloroplasten nur in den Zellen der Wurzelrinde. In dem in der Erde befindlichen Teil der Wurzel war Chlorophyll nicht nachweisbar.

Ich erwähne endlich noch die *Iridaceae*. Rhizome von *Iris Pseudacorus*, im März dem Boden entnommen, habe ich im Wasser oder in feuchter Kammer bei Lichtzutritt weiter kultiviert. In beiden Fällen wurden starke Adventivwurzeln getrieben, die am Ende des Versuchs zum Teil eine Länge von mehr als 30 cm erreicht hatten. Lange blieben sie glänzend weiß, und erst nach dreiwöchentlicher Belichtung fand sich die erste Ergrünung. Sie beschränkte sich auf Zellen der Rinde, war aber hier an sehr lange belichteten Wurzeln ziemlich stark. Schneller als bei *Iris Pseudacorus* bildete sich Chlorophyll in den aus Samen gezogenen Keimwurzeln und den Adventivwurzeln von *Iris versicolor* und *Iris sibirica*. Schon nach 10 tägiger Belichtung war starke Ergrünung festzustellen, die bei *I. versicolor* schon mit bloßem Auge erkannt werden konnte. Chloroplasten fanden sich bei dieser Art in allen Zellen der Rinde, und zwar in solcher Menge und Größe, wie sie sonst nur noch bei *Vicia pisiformis* und *Hydrocharis* gefunden wurden. Die übrigen Gewebe der Wurzel blieben chlorophyllfrei. Ebenfalls nur in der Rinde, aber in viel geringerem Maße, zeigte sich die Ergrünung bei *Iris sibirica*. Bei allen drei Irisarten nimmt die Menge des gebildeten Chlorophylls von den äußeren Rindenschichten nach den inneren hin ab.

3. Koniferen.

Von besonderem Interesse schienen mir die Koniferen zu sein. Wie bekannt, haben die Kotyledonen und die oberen Teile der Hypokotyle (mit Ausnahme von *Larix*, deren Hypokotyle in ihrer ganzen Länge weiß bleiben) ihrer Keimpflanzen auch im Dunkel die Fähigkeit, zu ergrünen (7). Im Hypokotyl wird die Farbe wurzelwärts blasser, um endlich ganz zu verschwinden. Dies ließ es schon als sicher erscheinen, daß auch in den Wurzeln im Dunkeln grüner Farbstoff nicht gebildet wird, sondern daß hier eine Eigentümlichkeit nur des Hypokotyls und der Kotyledonen vorliegt, wie denn auch Frank (40) zeigte, daß oberirdische Sprosse die Fähigkeit, im Dunkeln zu ergrünen, nicht besitzen. Meine Versuche, die ich infolge Mangels keimfähiger Samen nur mit zwei Arten, *Pinus montana* und *Pinus rigida*, anstellen konnte, bestätigten diese Annahme. Die in Wasser angequollenen Samen beider Koniferenarten wurden in Petrischalen kultiviert, die mit schwarzem Papier beklebt waren und außerdem noch in eine ebenso umhüllte Holzkiste gestellt wurden. Kotyledonen und Hypokotyle der sich entwickelnden Pflänzchen ergrünten gut, die Hypokotyle von *P. montana* nur in ihrem oberen Teil; dagegen blieben die Wurzeln ohne jedes Chlorophyll. Dasselbe ergab die Untersuchung von in Sägespänen gewachsenen Wurzeln.

Anders im Licht! Schon nach kurzer Zeit zeigten sowohl *Pinus montana* als auch *Pinus rigida* in ihren Wurzeln Chlorophyll. *P. montana* entwickelte es in der Rinde und im mehrschichtigen Perizykel vor den primären Holzteilen der meist triarchen Wurzel, teils in gut ausgebildeten Chloroplasten, teils in ungeformten Massen, und zwar bis nahe zur Wurzelspitze. In älteren Wurzeln war die Ergrünung am stärksten im Perizykel vor den Holzteilen. Auch *Pinus rigida* zeigte in der belichteten Wurzel Ergrünung in der primären Rinde, außerdem aber noch im zentralen Mark, während das Perizykel farblos blieb. Es ergibt sich also, daß im Lichte Kotyledonen, Hypokotyle und Wurzeln von *Pinus montana* und *Pinus rigida* ergrünen, im Dunkel aber wohl Kotyledonen und Hypokotyle, dagegen nicht die Wurzeln. Es besteht kein Grund zu der Annahme, daß die anderen Koniferen sich nicht ebenso verhalten.

4. Wasserpflanzen.

War in den bisher angeführten Fällen von solchen Pflanzen die Rede, deren Wurzeln unter normalen Bedingungen im Dunkel wachsen, so bleibt mir noch übrig, auf jene biologische Pflanzengruppe einzugehen, deren Wurzeln ganz oder teilweise schon unter normalen Umständen vom Tageslicht, wenn auch in geringer Stärke, getroffen werden, auf die Wasserpflanzen. Auf die hierzu von Schenck (5) und Perseke (1) gemachten Beobachtungen wurde schon eingangs hingewiesen. Schimper (2) erwähnt für die Wasserwurzeln, daß die meisten von ihnen, wenn auch nicht alle, wenn sie dem Lichte ausgesetzt sind, Chlorophyll bilden.

Ich habe die Wurzeln von *Hydrocharis morsus ranae, Hottonia palustris, Cicuta virosa* und *Myriophyllum verticillatum* untersucht und bei allen vier Pflanzenarten Chlorophyll in ihnen gefunden, wenn das Licht Zutritt zu ihnen hatte. Ob auch solche Wasserpflanzen vorkommen, deren Wurzeln frei im Wasser wachsend farblos bleiben, wie Schimper meint, lasse ich dahingestellt. Von den von mir untersuchten Wasserpflanzen erschienen am stärksten grün die Wurzeln von *Hydrocharis* (*Hydrocharitaceae*). Sie enthalten sehr große Chloroplasten in reichlicher Menge in der Epidermis, der Rinde, der Endodermis, in geringerer Menge im Grundgewebe des Zentralzylinders. Die Ergrünung erstreckt sich über die ganze Länge der Wurzel bis zu ihrer Spitze.

Nur wenig dagegen besitzen die ebenfalls flottierenden Wurzeln der Primulacee *Hottonia palustris* die Fähigkeit der Ergrünung. Äußerlich war von Chlorophyllbildung überhaupt nichts wahrzunehmen. Doch ergab die mikroskopische Untersuchung die Anwesenheit von vereinzelten, sehr kleinen Chlorophyllkörnern in der primären Rinde. Sie waren recht gut differenziert und fanden sich oft zu drei oder vier um den Zellkern gruppiert, eine Lokalisation, die auch für die Wurzeln anderer Pflanzen — erwähnt sei *Ricinus communis* — des öfteren statthat, und für Stengel und Blatt ja auch schon beschrieben wurde. Ich habe die aus Torfstichen stammenden Hottoniapflanzen sodann in Glaszylindern weiter kultiviert, wo ihnen mehr Licht, als an ihrem natürlichen Standorte, zur Verfügung stand; aber auch so trat keine nennenswerte Vermehrung des Chlorophylls in der Wurzel ein.

Größer war wieder die Menge grünen Farbstoffes in den Wurzeln von *Cicuta virosa* (*Umbelliferae*), soweit sie nicht im Schlamm oder der Erde wuchsen. Auch Perseke weist — wie oben bemerkt — auf ihre Ergrünungsfähigkeit hin. Schon makroskopisch waren sie, ebenso wie die Rhizome, stark grün. In bedeutender Menge enthalten die inneren Schichten der primären Rinde Chloroplasten, während ihre äußeren Schichten und die Epidermis stets ganz frei von ihnen bleiben. Gegen die große Menge von Chlorophyll in der Rinde ist die im Perizykel gering. Von Wurzelbasis zur Spitze stark abnehmend, hört die Ergrünung schon einige Zentimeter von letzterer entfernt ganz auf.

Bei *Myriophyllum verticillatum,* der letzten der von mir untersuchten Wasserpflanzen, zeigten die Wurzeln nur in ihrer oberen Hälfte Ergrünung, doch hier sehr stark. Die Hauptmenge des Chlorophylls kommt der Wurzelrinde zu, in Endodermis und Epidermis finden sich nur vereinzelt Chloroplasten, der Zentralzylinder bleibt ganz frei davon.

Hier ist auch der untergetaucht in Flüssen lebenden *Podostemonaceae* zu gedenken. Eigene Untersuchungen konnte ich über sie nicht anstellen. Doch finden sich bezüglich der Ergrünung ihrer Wurzeln Angaben bei Goebel (8), der zu dem Schluß kommt, daß wohl die Wurzeln aller Arten ergrünungsfähig sind.

IV. Allgemeine Untersuchungsergebnisse.

1. Abhängigkeit der Chlorophyllbildung in Wurzeln von äußeren Faktoren.

Nach den mitgeteilten Beobachtungen dürfte die Tatsache feststehen, daß die Fähigkeit der Wurzeln, am Lichte zu ergrünen, das Gewöhnliche ist, und daß nur gewisse wenige Arten eine Ausnahmestellung einnehmen infolge von Umständen, die wir nicht kennen, eine Ausnahmestellung, die unter geeigneteren Kulturbedingungen, als ich sie anwandte, möglicherweise nicht bestehen bleibt. Die meinen Angaben widersprechenden Resultate Schimpers, besonders für *Pisum, Phaseolus* und *Cucurbita*, die oben mitgeteilt wurden, kann ich mir nur erklären durch ungünstige Anordnung oder zu kurze Dauer der von ihm angestellten Versuche. Die ebenfalls in der Einleitung erwähnten Beobachtungen von Lopriore, Stahl, Schenck und Perseke stellen bestätigende Einzelfälle meines Resultates dar.

Wurzeln ergrünen, wenn sie belichtet werden. Dabei ist das Medium, in dem sie wachsen, ohne Belang: sowohl in feuchter Luft als auch in Wasser oder Nährlösung wird Chlorophyll gebildet. Neben der Notwendigkeit von Lichtstrahlen scheint auch ein bestimmtes Temperaturminimum für die Ergrünung der Wurzeln, ebenso wie für oberirdische Organe (9) zu bestehen; doch habe ich hierüber genauere Versuche nicht angestellt. Bezüglich des Lichtes ist die Ergrünung abhängig von der Lichtstärke und der Belichtungszeit. Beide sind in der Weise miteinander verknüpft, daß, um dieselbe Wirkung zu erreichen, geringere Lichtstärke längere Zeit wirken muß als höhere. Als dritter Abhängigkeitsfaktor tritt die Menge des gebildeten Chlorophylls in dieses Verhältnis ein. Sie wächst mit Lichtstärke und Belichtungszeit bis zur Höchstgrenze. Bei konstanter Lichtstärke gebrauchen Individuen derselben Art, bis sich das erste Chlorophyll in ihren Wurzeln mikroskopisch nachweisen läßt, unter sonst gleichen Bedingungen dieselbe Belichtungszeit. Für die Wurzeln verschiedener Pflanzenarten kann diese dagegen sehr verschieden sein. Ich komme darauf unten noch zurück.

Daß die Ergrünung der Wurzeln wirklich von der zur Verfügung stehenden Lichtstärke und Belichtungszeit abhängt, ergab sich für mich schon daraus, daß die im Februar und März angestellten Versuche bei den kurzen Tagen und der geringen Lichtstärke der in diesen Monaten in Kiel meistens durch Nebel und Wolken verdunkelten Sonne erst nach viel längerer Zeit zum Erfolg führten als die im Juni und Juli mit denselben Pflanzenarten ausgeführten. Exakter beleuchtet folgender Versuch die angeführten Tatsachen. Von einer Reihe von sechs Glaszylindern wurde je einer mit 1, 2, 3, 4 und 5 Bogen weißen Filtrierpapiers umhüllt, während der 6. freigelassen wurde. Der Boden der Zylinder wurde mit feuchtem Filtrierpapier bedeckt. In ihnen wurden sodann im Dunkel entwickelte Keimlinge von *Pisum sativum* und

Phaseolus multiflorus je von möglichst gleicher Größe und Beschaffenheit im Licht weiterkultiviert. Nach einer gewissen Zeit zeigten die Wurzeln von *Phaseolus* in dem nicht umhüllten Zylinder Chloroplasten; die in den übrigen Zylindern und die von *Pisum* blieben frei davon. Es folgte dann in zeitlich verschiedenen Abständen das Auftreten von Chlorophyll in den Pisumwurzeln im nicht bedeckten Zylinder, sodann in den Phaseoluswurzeln in dem mit einem Blatt Filtrierpapier umhüllten, darauf in dem von zwei Blatt umhüllten und endlich in den Pisumwurzeln in dem mit einem Blatt Filtrierpapier umhüllten Zylinder. Die Wurzeln in den übrigen Zylindern konnten nicht mehr zum Ergrünen gebracht werden, da sie vorher anfingen, abzusterben. Die beim Abbrechen des Versuches in den Wurzeln vorhandenen Chlorophyllmengen waren verschieden und abnehmend von dem Zylinder ohne Umhüllung nach dem mit 1 bezw. 2 Bogen umhüllten. Der Versuch wurde bei natürlichem Lichte ausgeführt, und es können füglich für die Belichtungszeit und -stärke keine genauen Zahlen angegeben werden. Doch einerseits war die Belichtungszeit für alle Wurzeln dieselbe und andererseits die Lichtstärke für die verschiedenen Zylinder verschieden, abnehmend, wie die Zahl der Umhüllungen zunahm. So zeigt der Versuch, daß zur Ergrünung der Wurzeln derselben Pflanzenart bei kleinerer Lichtstärke eine längere Belichtungszeit erforderlich ist, daß bei verschiedenen Pflanzenarten bei derselben Lichtstärke die zur Ergrünung notwendigen Belichtungszeiten verschieden sind und daß endlich verschiedene Lichtstärken bei gleicher Belichtungsdauer verschiedene Chlorophyllmengen in den Wurzeln derselben Pflanzenart hervorrufen.

Um nun einerseits sichere Zahlen dafür zu erhalten, welche Belichtungszeit bei bekannter Lichtstärke notwendig ist, um das erste Chlorophyll in einer Wurzel mikroskopisch nachweisen zu können, und um weiter festzustellen, ob für dieses erste Auftreten des grünen Farbstoffes ein bestimmtes durch Zahlen ausdrückbares Verhältnis zwischen Lichtstärke und Belichtungsdauer besteht, wurde der eben angegebene Versuch mit künstlichem Licht bekannter Stärke in folgender Weise wiederholt. Samen von *Pisum sativum* und *Lupinus albus* ließ ich in einer dunkeln feuchten Kammer keimen, bis ihre Wurzeln eine Länge von etwa 2 cm erreicht hatten, die Primordialblätter von *Pisum* schon gut entwickelt, diejenigen von *Lupinus* schon angelegt, aber noch mit den Kotyledonen in der Samenschale eingeschlossen waren. Von den soweit entwickelten vergeilten Keimlingen wurden möglichst gleiche in mit feuchtem Filtrierpapier ausgelegte Petrischalen gebracht. Diese wurden in der Dunkelkammer aufgestellt bei einer Temperatur von 15° C, die am Ende des Versuchs auf fast 17° gestiegen war. Die Aufstellung erfolgte bei der Belichtung durch eine elektrische Glühlampe aus Milchglas (Nitralampe) von 76,9 Hefnerkerzen, so, daß jeweils Petrischalen mit beiden Pflanzenarten in den Entfernungen von 0,45 m, 0,75 m, 1 m, 1,25 m und 1,50 m von der Lichtquelle standen. Die Lichtstärken

in den fünf Entfernungen waren verschieden, da nach bekanntem Gesetz die Lichtstärke abnimmt proportional der Entfernung von der Lichtquelle.

Nach 24stündiger Belichtung waren die Primordialblätter von *Pisum* sowie die oberen Teile der Hypokotyle und die noch teilweise in der Samenschale steckenden Kotyledonen von *Lupinus* auf allen fünf Entfernungen ergrünt. Die Stärke der Ergrünung nahm ab von der Entfernung 0,45 m nach der Entfernung 1,50 m. Die Wurzeln beider Pflanzenarten waren auf allen fünf Entfernungen chlorophyllfrei. Nach 48 Stunden Versuchsdauer war eine Veränderung nur insofern eingetreten, als die Menge des Farbstoffes in den schon nach 24 Stunden ergrünten Pflanzenteilen erheblich zugenommen hatte, so daß auf den Entfernungen 0,45 m und 0,75 m die Primordialblätter der Erbse normal grün waren. Nach 72 Stunden endlich zeigten sich auch in den Wurzeln die ersten gut ausgebildeten Chloroplasten im Perizykel vor den Holzteilen, und zwar bei beiden Versuchspflanzen in der Entfernung 0,45 m. Die Wurzeln in der Entfernung 0,75 m waren chlorophyllos. Nach 93 Stunden Belichtung waren auch diese ergrünt, während diejenigen der Entfernung 1 m noch kein Chlorophyll sichtbar werden ließen. Dies geschah für sie erst nach 118 Stunden; aber gleichzeitig hatten auch die Wurzeln in den Entfernungen 1,25 m und 1,50 m grünen Farbstoff gebildet. Ein Vergleich der nach 120 Stunden gebildeten Menge des Chlorophylls ließ einen deutlichen Unterschied erkennen der Wurzeln in 0,45 m Entfernung gegen die in 1,50 m Entfernung von der Lichtquelle, in jenen eine erhebliche, schon bei schwacher Vergrößerung erkennbare Ergrünung, in diesen nur vereinzelte kleine Chloroplasten. Aus diesem Versuch ergibt sich:

1. Die Menge des in einer belichteten Wurzel gebildeten Chlorophylls ist abhängig von Belichtungsstärke und -zeit. Sie wächst mit beiden Faktoren.
2. Die Zeit, die verstreicht, bis in einer belichteten Wurzel das erste Chlorophyll mikroskopisch nachweisbar ist, ist abhängig von der Stärke der Belichtung.
3. Sie ist bei gleicher Lichtstärke für *Lupinus albus* und *Pisum sativum* dieselbe.
4. Oberirdische Pflanzenteile ergrünen unter gleichen Bedingungen bedeutend schneller als Wurzeln.
5. Die Zeit, die bei *Lupinus albus* und *Pisum sativum* verstreicht, bis die ersten Chloroplasten in ihren Keimwurzeln mikroskopisch nachweisbar sind, beträgt bei 76,9 Hefnerkerzen, 16° C und 0,45 m Entfernung von der Lichtquelle etwa 72 Stunden.
6. Daß zwischen Belichtungszeit und -stärke ein einfaches zahlenmäßig ausdrückbares Verhältnis besteht, hat der Versuch nicht bewiesen. Das geht daraus hervor, daß nach 118 Stunden nicht, wie erwartet, nur die Wurzeln in der Entfernung 1 m, sondern gleichzeitig auch die in

den Entfernungen 1,25 m und 1,50 m ergrünt waren. Doch beweist der Versuch auch nicht das Gegenteil. Denn einerseits konnte ich nur einen einzigen Versuch ausführen, andererseits mögen Fehlerquellen mancher Art das Ergebnis beeinträchtigt haben; ich erinnere nur an die um zwei Grade schwankende Temperatur.

2. Unterschiede verschiedener Pflanzenarten in Bezug auf Ergrünung ihrer Wurzeln.

a) Vorkommen und Menge der Chloroplasten in den einzelnen Zellen und Zellengruppen.

Ich habe in meiner Arbeit schon des öfteren darauf hingewiesen, und es ergibt sich auch aus den mitgeteilten Beobachtungen, daß zwar die Individuen derselben Art, abgesehen von kleinen Verschiedenheiten infolge äußerer Faktoren oder infolge innerer Verschiedenheiten, wie sie auch sonst Organismen der gleichen Art allgemein zukommen, in bezug auf die Ergrünung ihrer Wurzeln keine Unterschiede aufweisen, daß diese aber in erheblichem Maße auftreten zwischen Pflanzen verschiedener Arten und noch mehr verschiedener Familien, wenn es naturgemäß auch Arten und Familien gibt, die sich vollkommen gleich verhalten. Die angedeuteten Verschiedenheiten können sich erstrecken auf die Zeit, die verstreicht, bis in der belichteten Wurzel unter sonst gleichen Bedingungen das erste Chlorophyll mikroskopisch nachweisbar ist, auf die Menge des gebildeten Farbstoffes und endlich auf das Vorkommen und die Verteilung der Chloroplasten in den einzelnen Zellen und Zellengruppen der Wurzel.

Was letztere anbetrifft, so beschränkt sich die Ergrünung in der Mehrzahl der untersuchten Fälle auf die Wurzelrinde. Unter den von mir untersuchten Pflanzen gilt dies für: *Hieracium amplexicaule, Chondrilla juncea, Chrysanthemum Parthenium, Erigeron speciosus, Linum usitatissimum, Papaver Rhoeas, P. somniferum, Datura Stramonium, Solanum nigrum, S. lycopersicum, Ricinus communis, Sinapis alba, Impatiens Balsaminea, Beta vulgaris, Iris Pseudacorus, I. versicolor, I. sibirica, Reineckia carnea, Triticum vulgare, Hottonia palustris, Lilium bulbiferum, Ranunculus acer, Gunnera chilensis.* Innerhalb der Rinde werden für die Ausbildung der Chloroplasten für gewöhnlich die inneren, der Endodermis am nächsten liegenden Schichten bevorzugt, während die Stärke der Ergrünung zur Epidermis hin abnimmt und oft die äußersten Schichten der Rinde ganz chlorophyllfrei sind. So bei *Vicia pisiformis.* Doch können die Chloroplasten auch ohne erkennbare Bevorzugung gewisser Schichten unregelmäßig in allen Zellen der Wurzelrinde sich finden, z. B. bei *Gunnera.* Oder endlich besteht als dritte Möglichkeit stärkeres Ergrünen der äußeren Schichten gegenüber den inneren, ein seltener Fall, der den angedeuteten Unterschied nur wenig ausgeprägt zeigt. *Lilium bulbiferum* bildet ein Beispiel dafür.

Nur im Zentralzylinder entwickeln Chlorophyll andere Pflanzenarten wie *Biscutella piliata, Malva alcea, Agrostemma Githago, Parthenocissus quinquefolia, Cucurbita Pepo.*

Eine nicht unbeträchtliche Zahl endlich führt Chlorophyll sowohl in der Rinde als auch im Zentralzylinder: *Pisum sativum, Melilotus albus, Lupinus albus, Vicia faba, V. pisiformis, Phaseolus multiflorus, Ph. zebrinus, Helianthus annuus, Malva silvestris, Cannabis sativa, Oenothera biennis, Pinus montana, P. rigida, Salix alba, Allium senescens, Hydrocharis morsus ranae, Cicuta virosa.* Dabei kann sich die Hauptmenge des grünen Farbstoffes entweder in der Rinde finden, wofür *Helianthus annuus* als Beispiel genannt sei, oder sie ist im Zentralzylinder lokalisiert, wie bei den meisten Leguminosen. Und weiter finden sich, ebenso wie in der Rinde, noch mehr im Zentralzylinder Verschiedenheiten im Vorkommen und in der Verteilung der Chloroplasten auf die einzelnen Zellen und Zellengruppen. Endodermis, Perizykel, Phloëm, unverholzte Xylemelemente, Cambium, Grundparenchym können Chloroplasten führen, sie können aber auch alle oder zum Teil, je nach der Pflanzenart, von ihnen frei bleiben. Wie im Vorkommen des Chlorophylls, so zeigen sich auch in der Menge für die einzelnen Teile des Zentralzylinders Verschiedenheiten. So kann einmal der Siebteil besonders stark ergrünt sein, einmal das Perizykel vor den Holzteilen usf., verschieden je nach der Pflanzenart. Bezüglich dieser Unterschiede verweise ich auf den speziellen Teil. Zu erwähnen ist endlich noch das Vorkommen von Chloroplasten in der Epidermis, beobachtet für vereinzelte Zellen bei *Allium senescens* und in fast allen Zellen der Wurzeloberhaut bei *Hydrocharis.* Für letztere Pflanze stimmt das Resultat mit dem Verhalten der Sprosse und Blätter überein.

b) Menge des endlich gebildeten Chlorophylls.

Weiter zeigen sich erhebliche Unterschiede in der Menge des bei optimalen Bedingungen in den Wurzeln gebildeten Chlorophylls. Von den extremsten Fällen, bei denen, wie bei den meisten untersuchten Gramineen, Chloroplasten überhaupt nicht gebildet werden, führen Übergänge über solche, bei denen Chloroplasten nur mit Ölimmersion in ganz geringer Menge nachweisbar sind (*Impatiens Balsaminea*), und solche, die schon bei schwacher Vergrößerung ihre Ergrünung deutlich erkennen lassen (*Chondrilla juncea*), zu jenen schon mit dem bloßen Auge erkennbar grünen Formen, die ihren Höhepunkt in *Vicia pisiformis, Hydrocharis* und *Iris versicolor* erreichen und in der Farbe kaum von Sprossen und Blättern unterscheidbar sind. Nach der Menge des gebildeten Chlorophylls lassen sich die untersuchten Pflanzenarten in folgender Tabelle I in absteigender Reihe ordnen. Die angeführten Zeichen mögen bedeuten:

× = Ergrünen vorhanden,
\+ = Ergrünen makroskopisch sichtbar,
○ = Ergrünen nur mit Ölimmersion feststellbar,
— = Ergrünen nicht vorhanden.

Tabelle I.

Nr.	Pflanze		Nr.	Pflanze	
1.	*Vicia pisiformis*	×+	31.	*Parthenocissus quinquefolia*	×
2.	*Hydrocharis morsus ranae*	×+	32.	*Chondrilla juncea*	×
3.	*Iris versicolor*	×+	33.	*Chrysanthemum Parthenium*	×
4.	*Vicia faba*	×+	34.	*Ricinus communis*	×
5.	*Lupinus albus*	×+	35.	*Erigeron speciosus*	×
6.	*Phaseolus multiflorus*	×+	36.	*Hottonia palustris*	×
7.	*Pisum sativum*	×+	37.	*Agrostemma Githago*	×
8.	*Reineckia carnea*	×+	38.	*Hieracium amplexicaule*	×
9.	*Melilotus albus*	×+	39.	*Biscutella piliata*	×
10.	*Helianthus annuus*	×+	40.	*Papaver Rhoeas*	×○
11.	*Triticum sativum*	×+	41.	*Papaver somniferum*	×○
12.	*Linum usitatissimum*	×+	42.	*Datura Stramonium*	×○
13.	*Lilium bulbiferum*	×+	43.	*Solanum nigrum*	×○
14.	*Gunnera chilensis*	×+	44.	*Solanum lycopersicum*	×○
15.	*Cucurbita Pepo*	×+	45.	*Impatiens Balsaminea*	×○
16.	*Myriophyllum verticillatum*	×+	46.	*Beta vulgaris*	×○
17.	*Cicuta virosa*	×+	47.	*Nicotiana rustica*	—
18.	*Phaseolus Zebrinus*	×+	48.	*Hyoscyamus albus*	—
19.	*Ranunculus acer*	×+	49.	*Silene italica*	—
20.	*Allium senescens*	×+	50.	*Zea Mais*	—
21.	*Iris Pseudacorus*	×+	51.	*Hordeum sativum*	—
22.	*Salix alba*	×+	52.	*Secale cereale*	—
23.	*Iris sibirica*	×	53.	*Avena sativa*	—
24.	*Pinus montana*	×	54.	*Lamarckia aurea*	—
25.	*Pinus rigida*	×	55.	*Boissiera bromoides*	—
26.	*Cannabis sativa*	×	56.	*Carex remota*	—
27.	*Malva silvestris*	×	57.	*Carex silvatica*	—
28.	*Malva alcea*	×	58.	*Allium Cepa*	—
29.	*Oenothera biennis*	×			
30.	*Sinapis alba*	×			

Zu der Tabelle ist zu bemerken, daß sie nur den Anspruch machen kann, Annäherungsresultate zu geben; denn einerseits wurde die Menge des gebildeten Chlorophylls in keinem Falle gemessen, sondern nur geschätzt, andererseits konnte die Beobachtung aus technischen Gründen nicht für alle Pflanzen unter denselben Bedingungen durchgeführt werden. So ist es möglich und sogar wahrscheinlich, daß die eine oder andere Pflanze um einige Plätze nach oben oder unten verschoben werden muß.

c) Die Zeit, die verstreicht, bis die ersten Chloroplasten mikroskopisch nachweisbar sind.

Endlich gebrauchen die verschiedenen Pflanzenarten bei sonst gleichen Bedingungen einer verschiedenen Belichtungszeit, bis in ihren Wurzeln die Chloroplasten mikroskopisch nachweisbar

sind. Diese Tatsache, auf die im speziellen Teil schon gelegentlich hingewiesen wurde, wird im besonderen bestätigt durch den oben angeführten Versuch, der zeigt, daß Wurzeln von *Phaseolus* unter gleichen Bedingungen schneller ergrünen als solche von *Pisum*. Den schon nach wenigen Tagen ergrünten Wurzeln der meisten Leguminosen stehen hier als Antipoden die Wurzeln des wilden Weins gegenüber, die erst nach mehr als 70 Tagen das erste Chlorophyll zeigten. Diese extremen Fälle sind durch Übergänge verbunden, und es erscheint daher auch hier zweckmäßig, die untersuchten Pflanzenarten in einer Reihe zu ordnen (Tabelle II). In derselben stehen die am schnellsten ergrünenden am Anfang, die am spätesten ergrünenden am Ende.

Tabelle II.

1. *Phaseolus multiflorus.*	21. *Biscutella piliata.*
2. *Pisum sativum.*	22. *Hieracium amplexicaule.*
3. *Lupinus albus.*	23. *Erigeron speciosus.*
4. *Melilotus albus.*	24. *Solanum lycopersicum.*
5. *Vicia faba.*	25. *Solanum nigrum.*
6. *Cannabis sativa.*	26. *Vicia pisiformis.*
7. *Helianthus annuus.*	27. *Phaseolus Zebrinus.*
8. *Triticum sativum.*	28. *Ricinus communis.*
9. *Chrysanthemum Parthenium*	29. *Oenothera biennis.*
10. *Malva silvestris.*	30. *Linum usitatissimum.*
11. *Pinus rigida.*	31. *Agrostemma Githago.*
12. *Chondrilla juncea.*	32. *Datura Stramonium.*
13. *Malva alcea.*	33. *Papaver somniferum.*
14. *Beta vulgaris.*	34. *Papaver Rhoeas.*
15. *Cucurbita Pepo.*	35. *Iris sibirica.*
16. *Impatiens Balsaminea.*	36. *Salix alba.*
17. *Lilium bulbiferum.*	37. *Ranunculus acer.*
18. *Iris versicolor.*	38. *Iris Pseudacorus.*
19. *Pinus montana.*	39. *Allium senescens.*
20. *Sinapis alba.*	40. *Parthenocissus quinquefolia.*

Auch hier haftet der Tabelle der Mangel an, daß nicht alle Versuche unter gleichen Bedingungen ausgeführt wurden, und es wird die Reihenfolge der einzelnen Pflanzen hier und da geändert werden müssen. Doch steht fest, daß Schnelligkeit des Ergrünens und Stärke der erreichten Farbe nicht parallel miteinander gehen. Als einziges Beispiel greife ich *Vicia pisiformis* heraus, deren Wurzeln die stärkste überhaupt beobachtete Ergrünung zeigen, aber zum ersten Auftreten derselben eine sehr viel größere Zeit benötigen als die minder stark ergrünenden vieler andrere Pflanzenarten.

3. Unterschiede zwischen oberirdischen Teilen und Wurzeln in bezug auf Ergrünung.

Auch für die oberirdischen Organe gilt nach Wiesner (10), was ich zuletzt für die Wurzeln angeführt habe. Auch sie bedürfen zur Ergrünung bei verschiedenen Pflanzenarten unter sonst gleichen Bedingungen einer verschiedenen Belichtungszeit. Dieser Unterschied verschwindet bei Pflanzen gleicher Art; doch ist er auch hier vorhanden zwischen oberirdischen Organen und Wurzeln, indem jene bedeutend schneller ergrünen als diese. Dies geht deutlich aus dem oben erwähnten, mit *Lupinus* und *Pisum* angestellten Versuch bei künstlicher Belichtung hervor, der die Blätter schon nach 24 Stunden auf allen fünf Entfernungen grün zeigte, die Wurzeln aber erst nach 72 Stunden nur in der Entfernung 0,45 m und in viel geringerer Stärke als jene.

Weiter zeigt der Vergleich der ergrünten Wurzel mit den oberirdischen Organen, daß die Farbe der Chloroplasten in den letzteren im allgemeinen satter grün, ihre Zahl in der einzelnen Zelle, abgesehen von so stark ergrünenden Wurzeln wie die von *Vicia pisiformis* und *Hydrocharis*, stets größer ist als in den Wurzeln. Auch bleibt die Größe der Chlorophyllkörner der Wurzel im Durchschnitt hinter der der Sprosse und Blätter zurück. Ich sage „im Durchschnitt"; denn es finden sich doch auch in den Wurzeln der meisten Pflanzen vereinzelt Chloroplasten, die den größten von Stengel und Blatt an Umfang nicht nachstehen.

Die Frage, ob die Chloroplasten ergrünter Wurzeln ebenso Kohlensäure assimilieren wie die oberirdischen Teile, muß ich offen lassen. Allerdings, und das hat ja auch Perseke (11) schon für *Acorus Calamus* festgestellt, finden sich Stärkekörner in den Chloroplasten der belichteten Wurzeln (Jodchloralhydrat, Jodjodkali). Ich habe zu diesen Versuchen solche Pflanzenarten benutzt, die besonders große Chloroplasten in den Wurzeln ausbilden, wie *Vicia pisiformis, V. faba, Lupinus albus*. Ich kann aber nicht entscheiden, ob diese Stärke als Produkt der Kohlensäureassimilation in den Wurzeln selbst zu betrachten ist, oder ob sie aus von den oberirdischen Teilen zuwandernden Zuckern gebildet wird, also Reservestärke ist.

Wenn es auch nahe zu liegen scheint, daß die grünen Wurzeln assimilieren, und daß die in ihnen sich findende Stärke ein Produkt dieser Assimilation ist, so spricht doch der Umstand dagegen, daß es mir in meinen Versuchen nicht gelang, die Stärke durch Verdunkelung zum Verschwinden zu bringen.

4. Ergrünungsfähigkeit älterer Wurzeln.

Aus dem speziellen Teil geht hervor, daß die Ergrünungsfähigkeit nicht nur auf die Hauptwurzel beschränkt ist, sondern daß sie sich auch findet an Adventivwurzeln und Seitenwurzeln 1. und 2. Ordnung. Die letzteren konnte ich bei den angewandten Kulturmethoden nur in wenigen Fällen, die Seitenwurzeln höherer Ordnung überhaupt nicht zu einer Ausbildung bringen, die sie

für meine Versuche geeignet erscheinen ließ. Waren sie aber in der nötigen Länge vorhanden, so zeigten sie auch Ergrünung, wenn nur die Hauptwurzel ergrünungsfähig war. Zwischen Haupt- und Nebenwurzel besteht also darin kein Unterschied. Es läßt sich nicht einmal allgemein sagen — wenn dies in der Mehrzahl der Fälle auch zutreffen mag —, daß die Stärke der Ergrünung in den Seitenwurzeln abnimmt mit der Höhe der Ordnung der letzteren. Denn bei *Vicia faba* war der Chlorophyllgehalt in den Seitenwurzeln 1. und 2. Ordnung mindestens ebenso groß wie in der Hauptwurzel.

Bei den bislang mitgeteilten Versuchen waren die Wurzeln von Beginn ihrer Bildung an am Lichte kultiviert. Aber auch längere Zeit im Dunkeln gewachsene Wurzeln verlieren nicht die Fähigkeit, zu ergrünen. Samen von *Vicia faba*, die im Dunkeln angekeimt waren, kultivierte ich in Glaszylindern in Knoopscher Nährlösung bei verdunkelten Wurzeln weiter. Nach 8 wöchentlicher Kultur fingen die Pflanzen an, zu blühen, und nun wurden die Wurzeln belichtet. Zuvor hatte ich mich davon überzeugt, daß Chloroplasten in ihnen noch nicht vorhanden waren. Die primäre Rinde war in diesem Stadium infolge der Kultur in Wasser und auch wohl des schon recht beträchtlichen sekundären Dickenwachstums in ihren oberen Schichten bereits gebräunt und zum großen Teil abgestorben. Die dadurch bewirkte schwerere Durchlässigkeit für Licht dürfte ein Grund mit dafür sein, daß erst nach der für *Vicia* langen Belichtungszeit von 20 Tagen das erste Chlorophyll sich nachweisen ließ. Auch erreichte die Ergrünung in diesen alten Wurzeln nie die Stärke und Ausbreitung wie in den Keimwurzeln. In ihrem oberen Teile fanden sich Chloroplasten nur in der sekundären Rinde und in den Markstrahlen, weiter abwärts auch noch in der primären Rinde. Doch stets war ihre Anzahl und Größe gering. Analoge Resultate wie für *Vicia faba* erhielt ich für *Pisum sativum.*

5. Anthozyanbildung in belichteten Wurzeln.

Bei einer ganzen Anzahl von Pflanzenarten habe ich im Verlaufe meiner Untersuchungen die Bildung von Anthozyan in der belichteten Wurzel festgestellt, was im speziellen Teil auch schon erwähnt wurde. Es handelt sich um *Linum usitatissimum, Chrysanthemum Parthenium, Zea Mais, Oenothera biennis, Ricinus communis, Erigeron speciosus, Salix alba, Impatiens Balsaminea* und *Beta vulgaris.* Es muß auffallen, daß es sich bei allen um Pflanzen handelt, die entweder wie *Zea Mais* überhaupt kein Chlorophyll ausbilden oder wie *Impatiens Balsaminea* u. a. sehr wenig. Wo aber die Menge des grünen Farbstoffes eine beträchtliche ist, ist die des roten entweder sehr gering, so bei *Linum,* oder der letztere verschwindet wieder mit dem Auftreten des Chlorophylls, so bei *Salix.* Somit wäre zwischen den beiden Farbstoffen wohl ein Verhältnis derart denkbar, daß die Bildung von Anthozyan hemmend wirkte auf die Bildung des Chlorophylls.

Diese Hemmungserscheinung rein physikalisch so zu erklären, daß das Anthozyan einen großen Teil der Lichtstrahlen absorbiert, die sonst für die Ausbildung des Chlorophylls verwendet werden, ist wohl deshalb nicht angängig, weil die nicht absorbierten Lichtstrahlen, die roten und blauen, für die Bildung des Chlorophylls am geeignetsten angesehen werden. Da ich eingehende Untersuchungen hierüber nicht anstellte, beschränke ich mich auf obigen Hinweis.

6. Ergrünungsfähigkeit von Adventivwurzeln an panaschierten Sprossen von Tradescantia.

Ich kultivierte panaschierte Sprosse von *Tradescantia virginica* in Wasser. Sie bildeten schnell und reichlich Adventivwurzeln, und zwar sowohl in den grünen Sektoren als auch in den weißen. Die aus den grünen Sektoren Ursprung nehmenden ergrünten schnell am Licht, Chloroplasten in nicht unbeträchtlicher Menge in ihrer Rinde zeigend. Dagegen blieben die in den weißen Sektoren gebildeten Wurzeln ohne Ausnahme farblos.

V. Chlorophyllbildung in Luftwurzeln.

Den an Erd- und Wasserwurzeln gewonnenen Resultaten seien einige Worte über die Luftwurzeln hinzugefügt. Ich muß mich dabei infolge Mangels von Untersuchungsmaterial in der Hauptsache auf Literaturangaben beschränken. Trotzdem scheint eine derartige Zusammenstellung angebracht, da die Frage der Ergrünung der Luftwurzeln meines Wissens noch nicht im Zusammenhang behandelt wurde, sondern darüber nur gelegentlich anderer Untersuchungen Bemerkungen eingestreut sind. Es finden sich nun zwar nicht über alle Gewächse, die Luftwurzeln tragen, Angaben bezüglich der Ergrünung derselben, aber doch von Typen aus jeder der drei großen Gruppen: der Gymnospermen, der Monokotyledonen und der Dikotyledonen.

Bei Gymnospermen sind diese Angaben beschränkt auf die *Cycadaceae*. Fockens (12) gibt für sie an, daß sich Chlorophyll in der ganzen primären Rinde ihrer Luftwurzeln findet. In besonders großer Menge tritt es in einer Schicht auf, die aus radial gestreckten Zellen besteht und die ganze primäre Rinde in zwei konzentrische Ringe zerlegt.

Zahlreicher sind die Angaben für die Monokotyledonen. Von den *Pandanaceae* sagt Warburg (13) summarisch: „Chlorophyll ist noch in den tieferen Lagen des Rindenparenchyms vorhanden“ und Gillain (14) hat Wurzeln von sechs Pandanaceenarten untersucht und in fünf von ihnen Chlorophyll gefunden. Wenn nun auch aus keiner der beiden Angaben hervorgeht, welche Art von Wurzeln gemeint ist, ob die bei der Keimung entstehende typische Erdwurzel oder die später als Adventivbildung oberirdisch entspringende Luftwurzel, so dürfte doch in beiden Fällen die letztere gemeint sein. Zur Sicherstellung habe ich die beiden,

mir im Kieler Botanischen Garten zur Verfügung stehenden Pandanusarten, *Pandanus utilis* und *P. Veitchii*, untersucht. Ich fand hier adventiv am Stamme entspringende Luftwurzeln, die später den Boden erreichen und in ihn eindringen; bei beiden Arten war Chlorophyll nur im oberirdischen Teil der Wurzel vorhanden. Höchstens bis 0,5 cm unterhalb der Erdoberfläche konnten noch kleine gelblichgrüne Chloroplasten nachgewiesen werden. Das Chlorophyll fand sich in den parenchymatischen Zellen der Rinde. Seine Menge nahm von außen nach innen ab; immerhin fanden sich noch Chlorophyllkörner in den der Endodermis benachbarten Zellen der Rinde. Doch erscheint es nicht ausgeschlossen, daß in dickeren Wurzeln — der Durchmesser der untersuchten betrug nur 0,2—0,3 cm — das Chlorophyll nicht mehr so weit ins Innere vordringt. Da im unterirdischen Teile der untersuchten Luftwurzeln nirgends Ergrünung festgestellt werden konnte, ist wohl anzunehmen, daß dies auch für die Erdwurzeln nicht der Fall ist, und daß sich die angeführten Angaben von Warburg und Gillain auf die Luftwurzeln beziehen. Eine solche Luftwurzel von *P. Veitchii*, die den Boden noch nicht erreicht hatte, zeigte Chloroplasten schon sehr nahe der Spitze, etwa 0,5 cm von ihr entfernt, und zwar in den mittleren Rindenschichten. Nach oben zu trat nun sehr schnell eine Vermehrung ein und auch ein Übertreten auf andere Rindenzellen nach innen und außen, so daß in einer Entfernung von 2—3 cm von der Wurzelspitze die charakteristische Anordnung und Menge des Chlorophylls erreicht war.

In der Familie der *Palmen* kommen ihrer Funktion nach drei verschiedene Arten von Luftwurzeln vor: Stützwurzeln, Dornenwurzeln und Atemwurzeln. Über das Ergrünen der Stützwurzel teilt Bruhn (15) für *Acanthoriza aculeata* mit, daß ihre Farbe „hellgelblich grün" sei. In derselben Arbeit findet sich auch von ebenderselben Palmenart eine Angabe über die Dornenwurzeln, die bei *Acanthoriza* besonders gut ausgebildet sind. Sie werden als „in der Jugend hellgrün" bezeichnet.

Über Chlorophyllbildung in Atemwurzeln endlich habe ich keine Angabe in der Literatur gefunden. Doch war ich in der Lage, die Atemwurzel einer Art der Gattung *Dypsis*, die im Kieler Botanischen Garten gezogen wird, zu untersuchen. Die bis etwa 5 cm langen und bis 0,4 cm im Durchmesser messenden Atemwurzeln erhoben sich entweder senkrecht aus der Erde, hier von unterirdischen Wurzeln entspringend, oder sie entstanden von oberirdischen Wurzeln und wuchsen auch dann meistens senkrecht oder schief nach oben; jedoch kamen auch horizontal oder abwärts wachsende Exemplare vor. Die mikroskopische Untersuchung ergab Chlorophyll in den äußeren Schichten der Rinde, nach innen an Menge abnehmend, bis in den innersten Zellschichten überhaupt keine Ergrünung mehr zu konstatieren war.

Ich komme zu den Luftwurzeln der *Araceae*. Keller (7) hat eine Reihe von Aroideenluftwurzeln untersucht und sie alle

chlorophyllhaltig gefunden. Dasselbe teilt Fockens (18) mit, und zwar außer für Aroideen noch für Arten der Gattung *Anthurium.* Er fügt bezüglich der Lage der Chloroplasten hinzu, daß sie sich in der Rinde finden. Eine weitere bestätigende Angabe macht endlich Richter (19) für *Monstera acuminata,* bei der er Chloroplasten auch in der Wurzelrinde fand, an Zahl gegen die Wurzelmitte abnehmend. Ebenfalls in der Wurzelrinde lokalisiert fand Fockens (20) die Chloroplasten bei *Tradescantia surinamensis* und *Spironema fragrans* aus der Familie der *Commelinaceae* und bei den *Liliaceae Anthericum fructescens* und *Phalangum viviparum.*

Für die *Orchidaceae* liegen besonders viele Angaben vor. Die umfassendste Arbeit stammt von Leitgeb (21). Er sagt, daß das Chlorophyll sich immer in der Rinde der Orchideenluftwurzeln finde, und zwar meistens gleichmäßig in ihr verteilt; doch nicht immer. So verhalten sich abweichend *Arachnanthe moschifera, Trigonidium Egertonianum* und *Vanda furva* mit einer Anhäufung des Chlorophylls in den der Epidermis am nächsten liegenden Rindenschichten, und *Trichotosia ferox,* die die größere Chlorophyllmenge gerade in der Nähe des Zentralzylinders aufweist. Der von Chatin (22) aufgestellte Satz, daß bei wenigschichtigem Velamen das Chlorophyll sich mehr in den äußeren Rindenschichten findet, bei vielschichtigem hauptsächlich in den inneren, charakterisiert nach Leitgeb zwar den gewöhnlichen Typ, doch gilt er nicht ausnahmslos, z. B. nicht für *Trichotosia ferox.* Außer der Rinde ergrünt allgemein auch das Mark der Orchideenluftwurzeln, und zwar erscheint das Chlorophyll hier „entweder auf Stärkekörnern abgelagert oder in einer formlosen grünen Masse" (23). Beim Eintreten der Luftwurzeln in die Erde verschwindet das Chlorophyll aus ihnen (24). Vor Leitgeb hatte schon Fokkens (25) Chloroplasten in der Rinde der Orchideenluftwurzeln gefunden. Eine Erweiterung der Angaben beider gibt endlich Richter (26), der Chloroplasten auch in der Wurzelhaube beobachtete.

Für die Dikotylen sind am eingehendsten die Angaben von Fockens und Keller. Der letztere macht allerdings nur bei wenigen Pflanzenarten spezielle Angaben, doch sagt er ganz allgemein (27), daß in allen von ihm untersuchten Luftwurzeln Chlorophyll vorkomme mit Ausnahme von *Vitis pterophora.* Die von ihm abgehandelten Pflanzenarten und -familien werde ich noch im einzelnen anzuführen haben.

Bei *Piperaceae* fand Keller (27) in den Luftwurzeln von *Piper niger* Chlorophyll sowohl in der primären Rinde als auch im markähnlichen Füllgewebe. Bei der bei *Piper* verhältnismäßig häufigen dorsiventralen Ausbildung der Luftwurzeln finden sich die größeren Chlorophyllmengen auf ihrer der Unterlage abgekehrten Seite.

Bei Ficusarten (*Moraceae*) stellte Fockens (28) Chloroplasten in der primären Rinde fest. Auch Keller (27) fand bei zwei Ficusarten, *Ficus barbata* und *F. elastica,* sowie bei einer

dritten Moracee, *Brosimum Alicastrum*, Ergrünung. Für *Crassula Haworthii* (*Crassulaceae*) gibt Fockens (29) Chlorophyll in der primären Rinde der Luftwurzeln an. *Rosa mollucana* (*Rosaceae*), *Cissus discolor* (*Vitaceae*), *Marcgravia paradoxa* und *Norantea Guyanis* (*Marcgraviaceae*) und *Begonia scandens* (*Begoniaceae*) gehören zu den von Keller (27) untersuchten Pflanzenarten, deren Luftwurzeln ergrünen.

In der primären Rinde der Luftwurzeln von *Cactus triangularis* (*Cactaceae*) fand Fockens (30) Chlorophyll und Keller (27) stellte für zwei weitere Arten dieser Familie, für *Cereus Napoleonis* und *C. rostratus* geringe Ergrünung dieser Organe fest. Über Sonneratialuftwurzeln bemerkt Goebel (31): „und sind von weißer Farbe, durch welche man grün hindurchschimmern sieht", woraus sich ergibt, daß sie chlorophyllhaltig sind.

Zu den *Araliaceae* gehört die einzige Pflanze unserer Gegend, die Luftwurzeln bildet, *Hedera Helix*. Leitgeb (32) stellt bei ihr starken Chlorophyllgehalt in solchen Luftwurzeln fest, die mit keiner Unterlage in Berührung kommen. Andere bleiben farblos. Für eine andere Araliacee, *Aralia umbraculifera*, führt Fockens (33) Ergrünung in den oberen Schichten der primären Rinde an.

Von den *Asclepiadaceae* haben sowohl Fockens (34) als auch Keller (35) *Hoya carnosa* untersucht und Chlorophyll in der primären Rinde ihrer Luftwurzeln festgestellt. Auch bei der zur selben Familie gehörigen *Morenia odorata* ergrünen diese Organe (27). Auf den nicht unbeträchtlichen Chlorophyllgehalt der Luftwurzeln bei *Avicennia* (*Verbenaceae*) weist Goebel (36) hin. Weiter finden sich bei Keller (37) Angaben über die *Bignoniaceae* und *Gesneraceae*. Aus der ersten Familie untersuchte er *Tecoma radicans*, aus der zweiten *Columnia splendens*. Die Luftwurzeln beider enthalten Chlorophyll, die der letzteren besonders im mehrschichtigen Perizykel.

Bei *Luffa amara* (*Cucurbitaceae*) fand Jost (38) zahlreiche Luftwurzeln, die ihr Wachstum bald einstellten, wenn sie nicht Erde oder Wasser erreichten, mit Chloroplasten in der primären Rinde. Diese Wurzeln entwickelten sich im Wasser stark. Zahlreiche auf der dorsalen Seite entspringende Atemwurzeln erhoben sich in die Luft, aber auch seitwärts entstandene Wurzeln kamen durch Aufwärtsbiegen über die Wasseroberfläche. Sie besaßen Chlorophyll nicht mehr in der primären Rinde, wohl aber im Parenchym des Gefäßbündels.

Unter den zahlreichen Angaben über das Ergrünen der Luftwurzeln sind nur zwei mit bezüglich dieser Frage negativem Resultat. Die eine ist von Keller (27) für *Vitis pterophora*. Doch läßt es auch bei dieser Pflanze der Autor dahingestellt, ob das Nichtergrünen nicht nur den von ihm untersuchten Exemplaren infolge äußerer Einflüsse zukam. Die zweite Angabe findet sich in der schon oft erwähnten Schimperschen (39) Arbeit, wonach die Luftwurzeln von *Cordyline vivipara* und *Tradescantia Selloi* am Lichte farblos sind. Zu der letztgenannten Pflanzenart

bemerke ich, daß, wie schon oben mitgeteilt, die adventiv an den Sprossen entspringenden Luftwurzeln der nahe verwandten *Tradescantia virginica* im Wasser gezogen gut ergrünen, und daß Fockens (20) ein gleiches positives Resultat für *Tradescantia surinamensis* angibt. So kann hier möglicherweise ein Irrtum Schimpers vorliegen. Daß aber noch mehr Ausnahmen bestehen, als aus der Literatur sich ergibt, ist durchaus nicht von der Hand zu weisen, da es sich ja immer um Beobachtungen handelt, die nebenher bei Untersuchungen gemacht wurden, die sich in der Hauptsache auf andere Fragen als die der Ergrünung erstreckten. Dadurch wäre es verständlich, wenn von der Mitteilung etwaiger negativer Befunde Abstand genommen wäre.

Immerhin können wir aber im Hinblick auf die beträchtliche Zahl der untersuchten Arten und die Übereinstimmung der Untersuchungsergebnisse sagen, daß den Luftwurzeln allgemein — und hier stimmen sie mit den Erdwurzeln überein — die Fähigkeit der Ergrünung zukommt, abgesehen von wenigen Ausnahmen. Dies stellt auch Schimper (2) fest, wenn er sagt: „Chlorophyllhaltig sind dagegen die meisten, wenn auch nicht alle Luftwurzeln, die sich am Lichte entwickeln."

VI. Zusammenfassung der wichtigsten Untersuchungsergebnisse.

1. Das allgemeine Ergebnis meiner Untersuchungen ist, daß die normalerweise im Dunkeln wachsenden Erdwurzeln, mit wenigen Ausnahmen, die Fähigkeit haben, im Lichte Chlorophyll in ihren Geweben zu entwickeln.

2. Von 58 untersuchten Pflanzenarten (Gymnospermen, Monokotylen und Dikotylen) ergrünten die Wurzeln von 46, wenn sie sich am Lichte entwickelten. Von den nicht ergrünenden 12 lasse ich es dahingestellt, ob nicht auch sie bei geeigneteren Kulturbedingungen Chloroplasten entwickeln können.

3. Am schnellsten und besten entwickeln Chlorophyll die Leguminosen. Unter ihnen zeichnet sich *Vicia pisiformis* durch besonders starke Ergrünung aus.

4. Die Monokotylenwurzeln scheinen die Fähigkeit der Ergrünung in geringerem Maße zu besitzen als die der Dikotylen und Gymnospermen. Von den 12 Pflanzenarten, deren Wurzeln nach meinen Untersuchungen nicht ergrünen, gehören nicht weniger als 8 den in relativ geringer Artenzahl untersuchten Monokotylen an.

5. Bei *Pinus montana* und *Pinus rigida* ergrünen die Wurzeln am Lichte, nicht aber im Dunkeln, wie dies bekanntlich Kotyledonen und Hypokotyle tun. Ein analoges Verhalten für die übrigen Koniferen ist anzunehmen.

6. Für die Ergrünung der Wurzeln ist eine bestimmte Lichtstärke, eine bestimmte Belichtungszeit und wahrscheinlich auch eine bestimmte Mindesttemperatur notwendig.

7. Lichtstärke und Belichtungszeit sind so voneinander abhängig, daß unter sonst gleichen Bedingungen bei größerer Lichtstärke eine kleinere Belichtungszeit und umgekehrt notwendig ist, um das erste mikroskopisch nachweisbare Chlorophyll hervorzurufen.

8. Von Lichtstärke und Belichtungszeit ist bei derselben Pflanze die Menge des gebildeten Chlorophylls abhängig.

9. Individuen der gleichen Art bedürfen unter sonst gleichen Bedingungen bis zum Auftreten des ersten Chlorophylls bei konstanter Lichtstärke die gleiche Belichtungszeit. Bei verschiedenen Pflanzenarten ist diese unter gleichen Bedingungen oft sehr verschieden.

10. Für *Lupinus albus* und *Pisum sativum* beträgt die Belichtungszeit bei 76,9 Hefnerkerzen, 16° C und in einer Entfernung von 0,45 m von der Lichtquelle etwa 72 Stunden.

11. Das Vorkommen der Chloroplasten und ihre Menge ist in den einzelnen Zellen und Zellgruppen bei verschiedenen Pflanzenarten sehr verschieden.

12. Die unter optimalen Bedingungen gebildeten Mengen des grünen Farbstoffes sind verschieden für die Wurzeln verschiedener Pflanzenarten.

13. Bei gleicher Lichtstärke gebrauchen Wurzeln zum Ergrünen eine bedeutend längere Belichtungszeit als Blätter und Sprosse.

14. Die Stärke der Ergrünung der Wurzeln ist geringer als die der oberirdischen Pflanzenteile. Dies beruht auf der geringeren Zahl, der blasseren Farbe und der im Durchschnitt geringeren Größe der Chloroplasten der Wurzeln.

15. Außer der Hauptwurzel ergrünen auch Adventiv- und Seitenwurzeln. Längere Zeit im Dunkel gewachsene Wurzeln verlieren nicht die Fähigkeit der Ergrünung, wenn diese auch schwächer ist als in jung dem Lichte ausgesetzten.

16. Luftwurzeln und Erdwurzeln verhalten sich bezüglich der Ergrünung gleich.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden im Botanischen Institut der Kieler Universität ausgeführt. Herr Professor Schroeder lenkte meine Aufmerksamkeit auf dies Thema. Ihm, sowie Herrn Geheimrat Reinke, möchte ich auch an dieser Stelle für das stets bewiesene Interesse an meiner Arbeit und ihre Förderung durch Ratschläge und Hinweise meinen gehorsamsten Dank aussprechen.

Literaturangabe.

(1) Perseke, K., Über die Formentwicklung der Wurzel in Erde und in Wasser. [Diss.] Leipzig 1877. S. 29.
(2) Schimper, A. F. W., Untersuchungen über Chlorophyllkörner und die ihnen homologen Gebilde. (Pringsheims Jahrb. XVI. 1885. S. 53.)
(3) Lopriore, Chlorophyllbildung bei partiärem Lichtabschluß. (Berichte d. Deutsch. botan. Ges. Bd. 22. 1904. S. 385.)
(4) Stahl, E., Zur Biologie des Chlorophylls; Laubfarbe und Himmelslicht, Vergeilung und Etiolement. Jena 1909. S. 116.
(5) Schenck, Biologie der Wassergewächse. Bonn 1886. S. 54.
(6) Vgl. Meves, F., Untersuchungen über Plastosomen der Pflanzenzellen. (Archiv für mikroskopische Anatomie. 1917.)
(7) Vgl. Bürgerstein, A., Über das Verhalten der Gymnospermenkeimlinge im Licht und im Dunkeln. (Berichte d. Deutsch. botan. Ges. 1900. S. 168.)
(8) Goebel, K., Pflanzenbiologische Schilderungen. II. Teil. 1893. S. 331.
(9) Wiesner, J., Die Entstehung des Chlorophylls in der Pflanze. 1877. Kap. IX.
(10) Ebenda, Kap. VII und VIII.
(11) Perseke, l. c. S. 41.
(12) Fockens, Über die Luftwurzeln der Gewächse. [Diss.] Göttingen 1857. S. 26 und Tafel I. Fig. 6 und 9.
(13) Engler, Das Pflanzenreich. IV, 9. Die Pandanaceen, bearbeitet von O. Warburg. S. 6.
(14) Gillain, Beiträge zur Anatomie der Palmen- und Pandanaceenwurzel. (Botan. Centralblatt. 1900. Heft 37—39.)
(15) Bruhn, W., Beiträge zur experimentellen Morphologie, zur Anatomie und Biologie der Luftwurzeln. (Flora. Bd. 101. S. 157.)
(16) Ebenda, S. 150.
(17) Keller, Anatomische Untersuchungen über die Luftwurzeln einiger Dikotylen. [Diss.] Heidelberg 1889. S. 39.
(18) Fockens, l. c. S. 40.
(19) Richter, A., Physiologisch-anatomische Untersuchungen über Luftwurzeln, mit besonderer Berücksichtigung der Wurzelhaube. (Bibl. Bot. Heft 54. 1901. S. 29.)
(20) Fockens, l. c. S. 40 und 51.
(21) Leitgeb, H., Die Luftwurzeln der Orchideen. (Denkschrift. der Kais. Akad. d. Wissensch. Wien. Math.-naturw. Klasse. Band XXIV. 1865. S. 203.)
(22) Chatin, A., Anatomie des plantes aëriennes de l'Ordre des Orchidées. (Mém. de la Sociétée impériale des Sciences naturelles de Cherbourg. Tom. IV. 1856.)
(23) Leitgeb, l. c. S. 208.
(24) Ebenda, S. 204.
(25) Richter, l. c. S. 8 und 13.
(26) Fockens, l. c. S. 40.
(27) Keller, l. c. S. 39.
(28) Fockens, l. c. S. 73.
(29) Ebenda, S. 71.

(30) Ebenda, S. 69.
(31) Goebel, K., Über die Luftwurzeln von Sonneratia. (Berichte d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. IV. Heft 6. 1886. S. 250.)
(32) Leitgeb, H., Die Haftwurzeln des Efeu. (Sitzungsber. d. Math.-naturw. Klasse d. Kais. Akad. d. Wissensch. Wien. Bd. 29. 1858. S. 353.)
(33) Fockens, l. c. S. 72.
(34) Ebenda, S. 70.
(35) Keller, l. c. S. 9.
(36) Goebel, Sonneratialuftwurzeln, l. c. S. 254.
(37) Keller, l. c. S. 13 und 39.
(38) Jost, Atmungsorgane der Pflanze. (Botan. Zeitg. 45. 1887. S. 638.)
(39) Schimper, l. c. S. 54.
(40) Frank, A. B., Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzenteilen. Leipzig 1870. S. 27.

Beiträge zur vergleichenden Anatomie stammsukkulenter Pflanzen.

Von

Albert Boosfeld (Aachen).

Mit Tafel XXI bis XXIV.

Pflanzen, deren Stengel oder Blätter besonders dick, weich, fleischig und saftreich sind, nennen wir Sukkulente. Treten diese Eigenschaften nur an Stamm- oder Stengelorganen auf, so sprechen wir von Stammsukkulenten, finden wir sie nur an Blättern, so sprechen wir von Blattsukkulenten. Doch besteht keine scharfe Trennung zwischen beiden, sondern es finden sich vielmehr alle Übergangsformen, die bei stark ausgeprägter Stammsukkulenz gleichzeitig allmählich auftretende Blattsukkulenz zeigen und umgekehrt. In diesen Übergängen ist ein Auftreten beider Formen in gleich starkem Maße schon einbegriffen. Es können zwar sehr viele Pflanzen in Knollen, Zwiebeln, Rhizomen oder Wurzeln auch Wasser aufspeichern und dadurch sukkulente Beschaffenheit annehmen, so daß in biologischer Hinsicht kein wesentlicher Unterschied zwischen diesen und den erstgenannten Pflanzen besteht. Morphologisch sind sie aber von den Stamm- und Blattsukkulenten dadurch unterschieden, daß es sich nur um gewisse wasserspeichernde Organe handelt und nicht um Veränderungen im Habitus der ganzen Pflanze.

Geradeso wie eine streng durchzuführende Klassifizierung der beiden Formen der Sukkulenz hinfällig ist, ebensowenig ist eine Abtrennung von sukkulenten Pflanzen und nichtsukkulenten möglich. Denn die Frage, wo ist die Grenze zwischen Sukkulenz und Nichtsukkulenz ist praktisch nicht zu beantworten, weil sich hier die Unterschiede vielleicht noch mehr verwischen können als bei den vorher erwähnten.

Bei den Stammsukkulenten können auf diese Weise sehr dicke und massige Stämme, wie z. B. bei den großen Euphorbien und Kakteen gebildet werden. Die Erreichung eines großen Stammumfanges wird hier aber nicht wie bei den gewöhnlichen Pflanzen durch cambiale Tätigkeit bewerkstelligt, sondern ganz allgemein durch enorme Entwicklung des Grundgewebes.

Die so entstehende Sukkulenz kann durch verschiedene äußere Bedingungen hervorgerufen werden, für die in der Hauptsache erschwerte Wasseraufnahme und starke Transpiration in Betracht kommen. Beide Faktoren können die Pflanze zur Ausbildung sukkulenten Gewebes veranlassen, und zwar so, daß jeder der angeführten Möglichkeiten allein oder beide zusammen, zu gleicher Zeit, auftreten. Es können also z. B. Verhältnisse eintreten, wo die Wasseraufnahme unter erschwerten Bedingungen vor sich geht, wo die Verdunstung aber normal, vielleicht sogar unter normal ist und so in der Sukkulenz die richtige Lebenserscheinung gegeben ist. In diese Kategorie gehören gewisse Halophyten wie die Salicornia-, Salsola-Arten u. a., die als genügend untersucht hier nicht in Betracht gezogen werden sollen. Auch die in feuchten Urwäldern lebenden Epiphyten dürften hierher gehören. Jedoch mag hier vielleicht gelegentlich durch Hitze auch eine starke Transpiration veranlaßt werden. Andrerseits kann man sich auch denken, daß trotz reichlicher Wasserzufuhr die Transpiration so stark wird, daß die Pflanze Einrichtungen zu deren Herabsetzung bedarf.

Schließlich und hauptsächlich finden wir Sukkulente unter den Xerophyten, und hier liegen die Verhältnisse so, daß durch die Bodenverhältnisse oder die geringen Regenniederschläge einerseits die Wasserzufuhr erschwert wird, und daß andrerseits durch die Trockenheit der Luft eine übermäßige Transpiration eintritt.

Diesen Verhältnissen sind die Sukkulenten angepaßt teils durch das Vermögen der Wasserspeicherung, teils durch die Reduktion der transpirierenden Oberfläche und durch Herabsetzung der Transpiration selbst durch ein stark ausgebildetes Hauptgewebe, wie das an verschiedenen Stellen genügend dargestellt ist (vgl. z. B. Goebel (14)). Die Wasserspeicherung bei jenen Saftpflanzen, wie man die Sukkulenten auch nennt, besteht in der Fähigkeit, bedeutende Mengen Wasser aufzunehmen und dasselbe als solches (H_2O) festzuhalten, nicht etwa in Form von Zucker oder Stärke zu binden, aus welchen Stoffen es bei Bedarf durch Abbau wieder frei gemacht würde. Dabei wird, wie schon angedeutet, unter Zuhilfenahme der verschiedensten Mittel, z. B. stark kutikularisierte Epidermis, geringe Anzahl von Spaltöffnungen, verdicktes Hypoderma, die Verdunstung auf ein Minimum herabgedrückt.

Merkwürdig ist, daß sukkulente Pflanzenformen nur gewissen Familien zukommen, andern Pflanzenfamilien dagegen vollständig fehlen. Bei den Cactaceen und Crassulaceen ist die hier vorherrschende Sukkulenz für die ganze Familie charakteristisch. Mehr oder weniger zahlreiche sukkulente Arten und Gattungen finden sich bei den Liliaceen, Orchidaceen, Chenopodiaceen, Portulacaceen, Aizoaceen, Geraniaceen, Vitaceen, Apocynaceen, Asclepiadaceen und Compositen. In der großen Familie der Euphorbiaceen ist es von der Gattung Euphorbia nur die Untergattung Euphorbia selbst, die sehr typische sukkulente Formen aufzuweisen hat.

Es frägt sich nun, ob außer den morphologischen Unterschieden nicht auch die anatomischen Merkmale zur Unterscheidung von sukkulenten und nichtsukkulenten Pflanzen dienen können. Die einzelnen Familien sind bekanntlich schon mehrfach anatomisch untersucht und bedürfen hier keiner eingehenden Schilderung mehr. Es sollen daher nur die aufgestellten Fragen Berücksichtigung finden: was ist den Sukkulenten gemeinsam, und sind gewisse Übereinstimmungen im Aufbau der Sukkulenten vorhanden, wenn sie auch noch so weit im System auseinanderstehen, oder weisen die einzelnen Familien oder sogar Gattungen, bei gleicher morphologischer Ausbildung (nach dem Äußern kann man z. B. eine Kaktuspflanze von einer Euphorbia häufig nicht unterscheiden), doch anatomisch wesentliche Unterschiede auf? Auch war es von Interesse zu erfahren, ob bei Stamm- und gleichzeitiger Blattsukkulenz sich die gefundenen Verhältnisse verschieben und welche Konstruktionsveränderungen bei verschiedenen klimatischen und edaphischen Bedingungen und bei ungleichen mechanischen Anforderungen (z. B. aufrechten und hängenden Formen) eintreten.

In der Hauptsache beziehen sich die nachfolgenden Erörterungen auf Stammsukkulente, doch sind, teils zu Vergleichszwecken, teils, wie schon erwähnt, der Unmöglichkeit einer scharfen Trennung wegen, auch einige mit gleichzeitiger Blattsukkulenz ausgestattete Spezies mit herbeigezogen worden. Verglichen sind auch nichtsukkulente Formen, wie z. B. einige Peireskien und Euphorbiaceen.

Es ist natürlich zu berücksichtigen, daß alle Untersuchungen nur an kultivierten und demnach kleinen Exemplaren gemacht werden konnten. Zum Teil entstammen die Pflanzen dem Frankfurter botanischen Universitätsgarten und Palmengarten, zum Teil sind sie mir auch aus dem Darmstädter und Berliner botanischen Garten liebenswürdigerweise überlassen worden, wofür ich den Direktoren dieser Gärten bestens danke. Daß durch diese Entlehnung der Pflanzen aus Treibhäusern nicht unbeträchtliche Abweichungen von den an Ort und Stelle wachsenden Pflanzen entstehen, kann nicht nur vermutet werden, sondern ist geradezu gewiß. Dies zeigt Marloth (22) an *Euphorbia globosa*, deren Exemplare vom Zwartkopfluß ein ganz anderes Aussehen haben, als die kultivierten, die er vergeilt nennt. Auch vergleiche man bei Marloth (22) auf Tafel XVI die Gruppe des Speckbaumes, *Portulacaria afra*, der dort einen bis zwei Meter hohen Baum vorstellt, mit den bei uns vorhandenen kleinen Exemplaren. Es ist nicht anzunehmen, daß etwa durch vorhandene Altersunterschiede allein solche scharfen Gegensätze geschaffen werden. Sicherlich geht mit dieser starken Veränderung des Habitus auch eine anatomische Verschiebung Hand in Hand, deren Berücksichtigung unter den obwaltenden Verhältnissen nicht möglich war, auf die hinzuweisen aber erforderlich ist.

Lagen für die Untersuchung Stecklingspflanzen vor, was im einzelnen nicht immer nachgewiesen werden konnte, so kann ebenfalls mit einer Abweichung vom normalen Bau gerechnet

werden, wobei ich an den von Goebel (14) für *Euphorbia caput Medusae* beschriebenen Fall denke. Ferner kommt noch in Betracht, daß die kultivierten Pflanzen ziemlich gleichmäßigen Temperaturen ausgesetzt sind, während in der Heimat diese Gewächse — es handelt sich hier meistens um xerophytische — außerordentlichen Temperaturschwankungen unterworfen sind.

Eine Vorstellung von den Temperaturschwankungen der Kaphalbinsel, dem Heimatland zahlreicher sukkulenter Euphorbiaceen, Crassulaceen, Asclepiadaceen, Compositen z. B. gibt eine von Marloth (22) aufgestellte Tabelle.

Nur Auszug.

Stadt	Beobachtete Jahre	Januar			Juli			Monat	Absolutes Max.
		Mittel	Mittl. Max.	Mittl. Min.	Mittel	Mittl. Max.	Mittl. Min.		
Simonstown	10	21,8°	26,0°	17,6°	14,0°	17,3°	10,8°	Febr.	38,3°
Kimberley	10	24,6°	33,3°	15,9°	10,1°	17,9°!	2,3°!	,,	41,8°!
Clainwilliam	8	24,6°	34,1°	15,1°	11,8°	20,0°!	3,6°!	,,	44,4°!
Amalienstein	8	23,6°	32,2°	15,1°	10,6°	20,0°!	1,2°!	März	43,9°!

Gedenkt man nun noch der dortigen geringen Bewölkung, 21—25 %, d. h. also 75—79 % Sonnenschein, der nach Marloth den vielgerühmten Himmel Italiens an Heiterkeit übertrifft und der geringen Regenmenge, daß z. B. in den besten Teilen der Südwestprovinz Jahre vorkommen, in welchen während des ganzen Sommers (Dezember-März) kein Tropfen Regen fällt (Wellington) oder die Summe der Niederschläge in sechs Monaten 10 mm nicht überschreitet, dann hat man erst einigermaßen richtige Vergleiche zwischen den Wachstumsbedingungen der in unseren Treibhäusern gezogenen Pflanzen und den der dort frei in der Natur wachsenden. Ähnliches dürfte auch für andere Steppen- und Wüstengebiete gelten. Allein trotz dieser Unterschiede zwischen Treibhausgewächsen und freiwachsenden Pflanzen können wir annehmen, daß die morphologischen und anatomischen Abweichungen bei den untersuchten Arten nur graduelle, nicht prinzipielle sind.

Zur besseren Übersicht seien zunächst die einzelnen Familien mit den untersuchten Arten angeführt:

Portulacaceae: *Portulacaria afra* Jacq.;

Geraniaceae: *Pelargonium echinatum* Curt., *Pelargonium tetragonum* L'Hérit.

Vitaceae: *Vitis quadrangularis* Wall., *Vitis pterophora* Baker.

Euphorbiaceae: *Euphorbia pendula* Link, *E. piscatoria* Link *E. regis Yubae* Webb., *E. mauritanica* Linn., *E. aphylla* Brouss., *E. grandidens* Haw., *E. canariensis* Forsk., *E. xylophylloides* Brongn., *E. lactaea* Haw., *E. parvimannia* Boiss., *E. Caput Medusae* Linn., *E. splendens* Hook, *E. Echinus* Hook, *E. grandicornis* Goebel, *E. Hermentiana* Lem., *E. resinifera* Berg, *E. officinalis*

Forsk., *E. neriifolia* Roxb., *E. mamillaris* Linn., *E. polygona* Haw., *E. virosa* Willd., *E. Ledicnii* Coger, *E. globosa* Sims, *E. alcicornis* Bak., *E. abessynica* J. F. Gmel., *Synadenium Grantii* Hook, *Pedilanthus aphyllus* Boiss. *E. Esula* Linn., *E. verrucosa* Lam., *E. macrorhiza* C. A. Mey., *E. palustris* Linn.

Crassulaceae: *Sedum oxypetalum* H. B., *Sedum Trelcesii* Ros., *Sempervivum Haworthii* Hort. Angl., *Cotyledon orbiculata* Linn., *Cotyledon tricusspidata* Harv., *Echeveria caruncalata* ?, *Pachyphytum contractum* Darmst., *Bryophyllum pinnatum* Kurz, *Bryophyllum crenatum* Baker, *Crassula coccinea* Linn., *Crassula portulacca* Lam., *Styllophyllum Hassei* Berol., *Rochea versicolor* Link.

Cactaceae: *Cereus azureus* Parm.. *C. heptagonus* Mill., *C. alamosensis* Coult, *C. peruvianus* Mill., *C. Baumannii* Fenzl, *C. flagelliformis* Mill., *C. rostratus* Lem., *C. grandiflorus* Mill., *C. triangularis* Mill., *C. spinulosus* DC.. *Rhipsalis trigona* Pfeiff., *Rh. rhombea* Pfeiff. *Rh. pachyptera* Pfeiff., *Rh. chloroptera* A. Weber, *Rh. ramulosa* Pfeiff., *Rh. virgata* A. Weber, *Rh. zanzibarica* A. Weber, *Rh. dissimilis* K. Schum., *Rh. salicornioides* Haw., *Lepismium commune* Pfeiff., *Epiphyllum Lybridum* Hort., *Epiphyllum delicatum* N. E., *Phyllocactus Guideneyi*, *Mamillaria pusilla* Sweet. *M. glochidiata* Mart., *M. Wildii* Hort. Berol., *M. elongata* DC., *Opuntia diademata* Lem., *Op. imbricata* DC., *Op. Alcahes* Weber, *Op. subulata* Engelm., *Op. Lemaireana* Darmst., *Op. maculacantha* C. F. Foerst *Peireskia aculeata* Hill., *Peireskia Godseffiana* Palmeng., *Peireskia* spec. ?.

Asclepiadaceae: *Ceropegia Sandersoni* Decne., *Ceropegia dichotoma* Haw., *Sarcostemna viminale* R. Br., *Heurnia Schneideriana* Berger, *Stapelia conspurcata* Willd., *St. hirsuta* Linn., *St. multiflora* DC., *St. grandiflora* Mass., *St. tsomoënsis* N. E.

Compositae: *Kleinia neriifolia* Haw., *Kl. articulata* Haw., *Kl. Anteuphorbium* DC., *Kl. Haworthii* DC., *Senecio usambarensis* Muschler, *Senecio ficoides* Sch.

Wir beginnen mit den Cactaceen, weil bei ihnen die Sukkulenz zum Familiencharakter gehört. Der Betrachtung dieser Familie möchte ich Schleidens (27) treffende Worte vorausschicken, die sich in seinem auch besonders zeichnerisch sehr schönen Werke „Die Anatomie der Cacteen" finden: „Wie der Zoologe aus dem Studium der Mißgeburten oder gesetzmäßig abnormen Formen meist die interessantesten Resultate für den regelmäßigen Gang der Lebenstätigkeit zieht, so gibt, wie mir scheint, auch in der Pflanzenphysiologie nichts größeren Aufschluß über viele wichtige Fragen, als das Studium der Monstrositäten, und es läßt sich erwarten, daß auch das Studium der von den Vegetationsgesetzen überhaupt, oder doch dem Typus ihrer Familien regelmäßig merklich abweichende Bildungen uns manche tiefere Blicke in die Geheimnisse der Natur gestatten werde. Es gibt wohl kaum eine Pflanzenfamilie, bei der die Natur sich so sehr den humoristischen Launen und wunderlichsten Einfällen überlassen hätte, als die Cacteen, und ganz besonders scheint sie hier in Formung der

Stengelgebilde ihren ganzen Witz erschöpft zu haben, um recht Abenteuerliches und Abnormes ins Leben zu rufen.“

Das Heimatland dieser Pflanzenwelt ist bekanntlich Amerika, wo sie von 59° n. Br. bis 49° s. Br. verbreitet ist. Hier findet sie sich als Bodenvegetation in Wüsten und Steppen, aber auch in feuchten Gebieten teils als Epiphyten in den Urwäldern. Von heißen Niederungen (Melocactus) bis hinauf zu 3500 m Meereshöhe (*Mamillaria veluta*), wo sie also sicherlich zeitweise mit Schnee bedeckt sind, sind die Kakteen zu finden. Sie treten strichweise z. B. in Arizona, den hier angrenzenden Teilen Mexikos, auf einigen westindischen Inseln und in den dürren Gebieten Brasiliens in so großer Masse auf, daß alle Reisenden über die Eintönigkeit dieser Pflanzenformation klagen. Gute Abbildungen dieser Pflanzen, die auch die Vorstellungen jener Landschaften deutlicher machen, finden sich vor allem in den von Karsten und Schenck (18) herausgegebenen Vegetationsbildern und auf den Tafeln der Abhandlung von Coville und Macdougal (6).

Im folgenden sollen nun zunächst die allgemeinen anatomischen Merkmale der untersuchten Cacteenspecies betrachtet werden. Hieran schließt sich eine Unterscheidung der Arten nach systematischen Gesichtspunkten auf Grundlage des Engler-Prantlschen Werkes (10) an. Bei letztgenannter Gruppierung habe ich auch zum Teil morphologische Eigentümlichkeiten berücksichtigt. Die hauptsächlichsten anatomischen Merkmale und Unterschiede dieser Gruppen mögen jedesmal aus den Tabellen ersehen werden. Was in den Tabellen die Zahlenverhältnisse (Z.V.) bei Rinde und Mark anbetrifft, so steht im Zähler die Länge des Stammdurchmessers (d). Die Rindenbreite (r), im Nenner stehend, ist in diesem Falle doppelt gerechnet, also

$$\overbrace{\qquad\text{Gefäßbd.}\qquad}^{d}$$
$$\underbrace{\quad}_{r}\underbrace{\qquad\qquad}_{m}\underbrace{\quad}_{r}$$

Rinde Z.V. $= \frac{d}{r+r}$ und für das Mark (m) Z.V. $= \frac{d}{m}$. Die Gefäßbündelgröße ist in radiärer Richtung gemessen. Wenn keine besondere Benennung vorhanden, bedeutet das Größenmaß Zentimeter. Schon wegen der großen Schwankungen bei den verschiedenen Querschnittführungen an ein und demselben Objekt habe ich von genauen Messungen abgesehen. Die Schnitte sind meistens in relativ mittleren Lagen des Stammes oder Internodiums geführt worden und dementsprechend sind auch die Zahlenwerte.

Aus der anatomischen Vergleichung der untersuchten Arten ergibt sich für die einzelnen Gewebe des Stammes etwa folgendes:

Die Epidermis ist bei den einzelnen Gattungen und Spezies der Kakteen außerordentlich verschieden gestaltet. Bei den einen ist die Epidermisaußenwand wenig vorgewölbt, so daß sie fast eben erscheint (*Cereus azureus, C. heptagonus*), bei den andern stülpt sich die Außenwand so stark vor, daß man von einer welligen (*Rhipsalis ramulosa*), vielfach sogar papillösen (*Cereus grandiflorus, Opuntia maculacantha*) Oberhaut sprechen kann. Die Begrenzungs-

flächen der Epidermiszellen gegen die inneren Zellen ist bald gradlinig, bald gerundet oder gewellt. In verschiedenen Gattungen zeichnen sich viele Arten dadurch aus, daß, wie bekannt, die ursprünglichen Epidermiszellen durch antikline Wände in zwei oder mehr Zellen geteilt werden. Man erkennt dies an der Zartheit der neugebildeten Membran, die im Vergleich zu den primären, dickeren und meistens welligen Zellwänden straff gespannt erscheint. Dies hängt natürlich damit zusammen, daß die Epidermis dem Druck des sich stark vermehrenden Grundgewebes ebenfalls durch Zellvermehrung folgen muß, will sie nicht auseinandergerissen werden.

Die Kutikula bisweilen noch von einer dünnen, schuppenförmigen Wachsschicht überdeckt, ist für die Transpirationsverminderung natürlich von besonders großer Bedeutung. Ihre Dicke schwankt sehr, doch scheint mir, wenn man z. B. die Kutikula der schwachwelligen Epidermis von *C. rostratus* oder *C. spinulosus* mit der stark welligen von *Rh. ramulosa, Rh. rhombea* oder *Rh. dissimilis* vergleicht, daß die Kutikula der Arten mit welliger Epidermis etwas stärker ist, als bei denen mit glätterer Epidermis. Dies würde sich erklären lassen durch die Verschiedenheit der Oberflächengröße. Da bei welliger Beschaffenheit der Epidermis-Außenwand eine bedeutende größere Oberfläche vorhanden ist und deshalb auch normalerweise die Transpiration gesteigert wird, ist hier zur Verminderung der letzteren eine starke Verdickung vorhanden.

Bekanntlich ist für die ganze Familie der Kakteen der Bau des Spaltöffnungsapparates charakteristisch. Durch wiederholte Teilung einer gewöhnlichen Epidermiszelle (31), abwechselnd nach rechts und links, bilden sich außer den Schließzellen vier Nebenzellen, von denen die inneren zwei, auf dem Flächenschnitt betrachtet, mit den Schließzellen meistens ungefähr gleiche Länge haben (21) und, besonders mit zunehmendem Alter (27), nur in der Mitte, also ungleich in ihren Wänden verdickt werden, während die beiden äußeren nach oben und unten übergreifen und sich von den angrenzenden übrigen Epidermiszellen nicht immer scharf unterscheiden lassen. Die Schließzellen resp. der Spalt werden auf diese Weise also von zwei Paaren paralleler Nebenzellen begleitet. Ob diese Paare von Nebenzellen auch für das Öffnen und Schließen der Spaltöffnungen von besonderer Bedeutung sind, etwa daß die Weite des Spaltes nun mit doppelter Kraft reguliert wird, kann nur vermutet werden.

Von Wichtigkeit für das Leben der Pflanze ist natürlich auch die Lage und Anzahl der Stomata. Meistens liegen sie in der Epidermisebene, etwa wie bei *C. azureus* (Figur 1). Seltener sind sie eingesenkt wie bei der auffallend stark kutikularisierten *Rhipsalis dissimilis* (Figur 2). Die Abbildung zeigt eine Spaltöffnung, deren Spalt senkrecht zur Achse des Stammes gelagert ist, von der also nur die Schließzelle getroffen ist.

Beweiskräftige Zahlenangaben über Spaltöffnungen können nur zahlreichen Zählungen entnommen werden. Es sei deshalb

hier nur nebenbei erwähnt, daß ich, von je fünf Zählungen an jüngeren Stammteilen als Mittelwert bei *C. azureus* 390 Stomata, bei *Op. maculacantha* 350, bei *Rh. dissimilis* 280, bei *Lepismium commune* 145 und bei *Epiphyllum delicatum* 105 Stomata auf 1 qmm fand. Aus diesen Messungen aber läßt sich schon schließen, daß die Zahl der Spaltöffnungen in gewissem Verhältnis zur Stärke der Epidermis oder des Hypoderms steht. Denn es ist charakteristisch, daß die beiden letztgenannten Arten ein schwach ausgebildetes Hautgewebe besitzen und dementsprechend auch nur wenig Stomata haben, während die ersten drei ein stark ausgeprägtes Hautgewebe aufweisen und allem Anschein nach mehr Spaltöffnungen ohne Gefahr einer übergroßen Verdunstung vertragen können. Außerdem bemerke ich beiläufig, daß die Zahl der Stomata bei *C. azureus* auf den Rippen in der Mitte dieser Fläche und in der von zwei Flügeln gebildeten Rinne am zahlreichsten waren, wohingegen die Zahl der Spaltöffnungen am Rande resp. den Kanten also den der Luft, Sonne usw. am ersten und meisten ausgesetzten Stellen auffallend geringer war. Der Vollständigkeit halber sei auch noch auf die Richtung der Schließzellenspalte, die quer oder parallel zur Längsachse des Sprosses sein kann, aufmerksam gemacht, welche Eigentümlichkeit ja systematische Verwertung findet (31).

Korkbildung, die nach Schleiden epidermalen oder subepidermalen Ursprungs sein kann, kam bei den von mir untersuchten sukkulenten Arten nur ganz vereinzelt vor und wenn Kork auftrat, dann meist nur segmentartig. Nur an den untersten, ältesten Stammstücken — leider konnte ich das Alter der Pflanzen nicht erfahren —, die auch schon mehr abgerundete Formen angenommen hatten, war fast immer ein geschlossener Korkmantel vorhanden. Die nichtsukkulenten Pereskien, deren Exemplare nach Aussage des Obergärtners im Frankfurter Palmengarten zweijährig waren, hatten alle einen geschlossenen Phellogenring. Nach Nommeusen (25) tritt Borkenbildung nur bei alten Kakteen auf. Meistens werden dann auch nur Hypodermapartien abgesprengt, seltener Grundgewebe, in das die Borkenbildung nie tief eingreift.

Die bei zahlreichen Kakteen vorhandenen Haar- und Dornengebilde sollen, da sie rein mechanische Schutzmittel darstellen, nicht näher besprochen werden. Eine eingehende Schilderung dieser Organe findet sich bei Goebel (14).

Unter der Epidermis oder dem Phellogen hebt sich bei allen angeführten Arten das Hypoderma deutlich ab. Dieses ist teils ein-, teils zwei- oder mehrschichtig, teils schwach oder stark kollenchymatisch, teils sklerenchymatisch verdickt, aber immer bei derselben Art in derselben Weise. Auch variiert die Form der einzelnen Hypodermazellen sehr. Bei einigen Arten erscheinen sie auf dem Quer- und Längsschnitt rechteckig, fast quadratisch, abgerundet; bei den andern auf dem Längsschnitt gestreckt parenchymatisch, fast prosenchymatisch. Verholztes Hypoderma habe ich nicht angetroffen. Besonders auffallende Bilder bieten

die Hypodermaverdickungen, wie sie z. B. *Cercus azureus* zeigt (Figur 1 und 3). Nämlich es treten hier jene durch die ursprünglichen Atemhöhlen verursachten charakteristischen, „schlotähnlichen" (10) Gebilde auf, sowie die durch die eigenartige Verdickungsweise merkwürdig gestalteten Zellenlumina. Ein Epidermisflächenschnitt bietet außer den schon erwähnten Spaltöffnungen nichts Besonderes. Dagegen liefert ein Hypodermaflächenschnitt ein durch sein sonderbares Aussehen nur umständlich, schwer und vielleicht nur ungenügend zu beschreibendes Bild (Figuren 4 und 5). Während also hier das Hypoderma durch starke Wandverdickung ausgezeichnet und die Epidermis verhältnismäßig dünnwandig ist, finden wir ein entgegengesetztes Verhalten bei *Rh. dissimilis* (Figuren 2 und 6). Hier tritt an Stelle des stark verdickten Hypodermas eine äußerst stark kutikularisierte Epidermis. Ein Flächenschnitt durch Epidermis und Hypoderma gibt also die umgekehrten Verhältnisse wieder wie bei *C. azureus* (Figuren 7 und 8). Der Epidermisflächenschnitt zeigt auch sehr gut die sekundären Teilungen einzelner Epidermiszellen. Wie sich also die Zahl der Spaltöffnungen zur Dicke der Epidermisaußenwand verhält, so stehen auch Hypoderma und Epidermis hinsichtlich ihrer Verdickungen in einem sich gegenseitig ergänzenden Verhältnis. Das parenchymatische Hypoderma zeigt in den Ecken schwache kollenchymatische Verdickungen, wodurch je nach Stärke der Verdickung das Hypoderma sich bald scharf, bald weniger deutlich von dem angrenzenden Rindengewebe abhebt. Chlorophyllkörner und Stärke sind nirgends im Hypoderma anzutreffen. Kalkoxalatkristalle treten in diesem Gewebe sehr viel, aber nicht überall auf. In den Tabellen ist die genauere Bezeichnung von der Art der Verdickung nicht mit aufgenommen, doch möge „stark verdickt" immer eine sklerenchymatische und durch relativ kleine Lumina ausgezeichnete Verdickung andeuten.

Das Rindengewebe besteht bei den Kakteen größtenteils aus elliptisch bis kugelig gestalteten Zellen, die, der Form entsprechend, stets kleinere oder größere viereckige oder meistens dreieckige Interzellularen aufweisen. Das große und voluminöse Grundgewebe zerreißt daher beim Schneiden der Objekte sehr leicht. Nur in der Nähe der äußeren Rindenschicht, also mehr oder weniger an das Hypoderma grenzend, liegen die Zellen bei einzelnen Arten in antikliner Richtung in fast geraden Linien dichter aneinandergereiht. Ich werde ein derartiges, besonders auffälliges Vorkommen in den Tabellen mit Assimilationsgewebe bezeichnen, im Gegensatz zu dem erstbeschriebenen gewöhnlichen Rindenparenchym. Die Rindenparenchymzellen haben meist dünne Wände. Vielfach, wie ich dies bei *Phyllocactus Guideneyi* sehr gut beobachten konnte, falten sich die Zellwände ziehharmonikaartig und vermögen bei der Wasserspeicherung sich deshalb gewaltig zu dehnen. Meist unregelmäßig in der mittleren farblosen Rindenschicht verteilt, finden sich die bekannten Schleimzellen, die von Lauterbach (21) gründlich erforscht

worden sind. In allen untersuchten Spezies habe ich Schleimzellen und Kalkoxalat gefunden, weshalb ihr Vorkommen in den Tabellen nicht mehr angezeigt zu werden braucht. Kalkoxalat habe ich nur in Drusen beobachtet.

Rindenständige Gefäßbündel, zuweilen von Fasergruppen begleitet, kommen häufig, jedoch nicht bei allen Arten vor. Die Orientierung dieser Gefäßbündel im Stamm ist so, daß sie alle normal oder alle umgekehrt gelagert sind, oder daß sie keine bestimmte Richtung haben. Unregelmäßig in der Rinde verteilte isolierte Fasergruppen, auch einzeln liegende Fasern, fanden sich bei Peireskien. Die Schichtung sowie die Porengänge der einzelnen Fasern sind hier, nebenbei bemerkt, leicht und sehr gut zu beobachten. Die in Rinde und Mark oft in großer Menge vorkommenden Stärkekörner sind bisweilen von ansehnlicher Größe. *Peireskia aculeata* hatte solche von 60 μ Länge, also nahezu die Größe unserer Kartoffelstärke (70—90 μ). Bei den Arten, wo die Rinde Assimilation und Wasserspeicherung übernimmt, beobachtet man eine Anhäufung der Stärke im Mark, während bei den andern Arten, die eine Verteilung der Assimilationsarbeit auf die Rinde und eine Wasserspeicherung vorzugsweise im Mark aufweisen, die Stärke gleichmäßig auf beide verteilt oder mehr oder weniger im Inneren der Rinde angehäuft erscheint

Im Anschluß an das Rindenparenchym sei der großen Übereinstimmung wegen das Markgewebe kurz erwähnt. Es ist leicht erklärlich, daß bei den Arten, wo hauptsächlich der Markzylinder die Wasserspeicherung übernimmt, dessen Zellen dem inneren Rindenparenchym der Sukkulenten entsprechen und das Mark ebenfalls Schleimzellen und Kalkoxalat aufweist. Kommt das Mark für die Wasserspeicherung nicht in Betracht, weil es im Verhältnis zur Stammquerschnittfläche sehr klein ist, so sind seine Zellen von mehr polyedrischer Gestalt ohne nennenswerte Interzellularen mit allen Wänden fest zusammenstoßend, und durch Stärkeansammlung ausgezeichnet. Ein kleines Mark finden wir besonders bei den hängenden, also zugfest gebauten Formen, nämlich gewissen *Cereus*- und *Rhipsalis*-Arten (*C. triangularis*, *C. flagelliformis*, *Rh. virgata*, *Rh. zanzibaria*), indem hier die Gefäßbündel mehr ins Innere zurücktreten. Bei *Rh. virgata* beobachtet man außerdem eine Verholzung der Markzellmembran. Markständige Gefäßbündel habe ich bei keiner der untersuchten Arten gefunden. Wie bei dem Rindenparenchym findet auch im Markgewebe gegen die Gefäßbündel zu eine Abnahme der Größe der Zellen statt, so daß bei beiden gegen die relative Mitte zu wohl die Maxima der Zellgrößen liegen dürften.

Es bliebe nun noch eine kurze Besprechung der Gefäßbündel übrig. Bei der überaus großen Mannigfaltigkeit der Stengelbildung mit allen Übergängen von schlank säulenförmigen Stämmen (*Cereus*, *Rhipsalis*) bis zu kurz gedrungenen, gestauchten (*Mamillaria*, *Melocactus*) ist schon eine große Verschiedenheit in der Ausbildung der Gefäßbündel zu erwarten. Wir finden in der Tat auch alle Übergangsstufen von völlig isolierten Leitbündeln

bis zu restlos geschlossenen Gefäßbündelringen. Typisch isolierte Gefäßbündel fand ich unter den untersuchten Arten z. B. bei *Opuntia maculacantha.* Die einzelnen, kleinen Gefäßbündelgruppen zeigten wenig, zum Teil oblitoriertes Phloem und ein aus wenigen Lagen bestehendes *Cambium.* Im Xylem fanden sich nur wenige verholzte Hadromelemente, die von einem hellglänzenden, kollenchymatischen Parenchym, Keratin- oder Hornparenchym eingeschlossen wurden.

Diese Anordnung, die nicht nur für die Kakteen, sondern für alle Sukkulenten charakteristisch ist, findet sich — wenigstens in ähnlicher Form, vor allem ohne Begleitung sklerenchymatischer Elemente — wieder bei den aufrechten *Cereus*-Formen und *Mamillarien.* Hier sind die Gefäßbündel im einzelnen relativ größer, die Gefäßbündel stehen jedoch alle isoliert. Nur hier und da ist schwaches Interfaszikularcambium vorhanden. Durch Schleiden (27) schon genügend bekannt und in seinem Atlas sehr gut abgebildet, sind ja die bei den Mamillarien besonders auffallenden und zahlreich auftretenden Spiral- undRingtracheïden.

Enger zusammenliegende Gefäßbündel, mit deutlichem Interfaszikularcambium, aber ohne sklerenchymatische Elemente zeigte die Gattung *Epiphyllum.* Sie könnte als Verbindungsglied der erstgenannten mit den *Rhipsalideen* dienen, die zum Teil noch isolierte, zum Teil aber schon vollständig geschlossene Leitbündel mit mächtigen sklerenchymatischen Elementen besitzen. Die cambiale Zone ist hier deutlich ausgeprägt. Vor jedem Phloemteil eines Bündels liegen echte Fasergruppen. Die sklerenchymatischen Elemente des sekundären Xylems, das nur wenig Gefäße oder Tracheïden in sich schließt, bestehen zum großen Teil aus dickwandigen, mit einfachen Spalttüpfeln versehenen Holzfasern.

Die Angabe der sklerenchymatischen Elemente in den Tabellen möge das Vorkommen derselben sowohl in der Rinde als auch der das Xylem begleitenden mit einschließen. Außer den erwähnten Tracheiden kommen besonders im sekundären Holz zuweilen auch spiralig verdickte Gefäße vor, neben gewöhnlichem Holzparenchym und verholztem Markstrahlgewebe. Von allen bisher genannten Gattungen deutlich durch die Masse ihres Holzkörpers unterschieden sind die allerdings teilweise nicht mehr sukkulent zu nennenden Peireskien. In ihren Zellformen bieten sie nichts Besonderes. Sie stellen nur das Endglied in der Reihe der Kakteen dar von den isolierten, kleinen Gefäßbündeln, bis zu denen, wo sich ein mächtiges Xylem und Phloem ausbildet.

Wie oben gesagt, wollen wir jetzt noch die untersuchten Kakteen nach ihrer systematischen Gruppierung besprechen.

A. Unterfamilie der Cereoideae Tribus Echinocacteae.

1. Stamm aufrecht, ansehnlich, einfach oder spärlich verzweigt, zylindrisch oder nach oben verjüngt, von engen oder breiteren Buchten gefurcht und mit mehr oder weniger stark vorspringenden, abgerundeten Rippen. (Siehe Tabelle Nr. 1—5.)

Bei *Cereus peruvianus* lag offenbar ein monströses Exemplar vor, ähnlich wie Goebel (14) es zeigt p. 98, sonst müßte das Querschnittbild regelmäßigere Umrißformen aufweisen. *C. Baumannii* bildet mit ihrem Habitus und ihrem Wachstum einen Übergang zu der folgenden Gruppe, die typisch hängende Formen aufweist, während *C. Baumannii* an Stützen gelehnt aufsteigend wächst.

2. Stamm gegliedert, mittels Luftwurzeln kletternd oder epiphytisch von den Bäumen hängend. (Siehe Tabelle Nr. 6—10.)

Ihre Querschnittsbilder zeigen große Ähnlichkeit mit denen der Rhipsalideen, die deshalb gleich im Anschluß auch hieran folgen mögen.

Die zu den *Cereoideae* Tribus *Rhipsalideae* gehörigen Sukkulenten haben sehr verschiedenartigen, stets verlängerten, gegliederten Körper und sind wenig behaart und bestachelt. Sie sind sämtlich Epiphyten oder Felsenpflanzen. Aus den Querschnittbildern erkennt man meistens schon die Form des Stammes, der stielrund, dünnkantig oder blattartig verbreitet sein kann. Nicht immer stimmt das Querschnittbild mit jedem Schnitt an einem beliebigen Stammstück überein, da vielfach die Glieder, wenn sie aus dem jugendlichen in ein älteres Stadium übergehen, ganz andere Formen annehmen, z. B. aus der kantigen in die fast kreisrunde Form übergehen. (Siehe Tabelle Nr. 11—23.)

Die drei zuletzt angeführten Spezies (Nr. 21, 22, 23) gehören zwar noch dem Tribus *Echinocactaceae* an, haben aber im Habitusbild so viel mit den Rhipsalideen gemeinsam, daß ich es, auch in bezug auf die Querschnittbilder praktischer fand, sie an die letztgenannten anzuschließen, zumal es auch epiphytisch lebende Pflanzen sind. Bei den Spezies 15, 16, 17 sind die rindenständigen Gefäßbündel noch von Fasergruppen begleitet. Bei *Rh. rhombea* wie bei allen noch vorkommenden blattförmigen Stengeln mit flach elliptischem Querschnitt ist als Durchmesser der größere gewählt, weil der kleinere ganz falsche Vorstellungen über die Größe der Rinde und das Mark gäbe.

Als weitere Gruppe seien die unter dem Tribus *Mamillariae* zusammengefaßten Spezies erwähnt, Pflanzen mit niedrigem, meist kugel- oder keulenförmigem Körper, der ganz mit Warzen bedeckt ist. Diese Mamillen stehen meistens in gewundenen Zeilen und sind an der Spitze sehr oft filzig und bestachelt. Alle vier angeführten Spezies wachsen in Mexiko. (Siehe Tabelle Nr. 24—27.)

Die einzelnen Mamillen haben durchweg eine dünnwandige, fast flache Epidermis, auf welche die fast den ganzen Körper ausfüllende mächtige Rinde folgt. Nur im Zentrum sind sehr kleine Gefäßbündel vorhanden. Der große Chlorophyllgehalt deutet schon darauf hin, daß die Mamillen hauptsächlich der Assimilation dienen und dem inneren Stammteil größtenteils die Wasserspeicherung überlassen.

Die folgenden Vertreter der Unterfamilie B *Opuntioideae* Tribus *Opuntieae* sind Sukkulente mit flachen, dick blattartigen oder zylindrischen Gliedern. Es sind, wie die Mamillarien, alles terrestrische Pflanzen, die hauptsächlich in Mexiko, Peru und Chile vorkommen, aber auch bis zu 50⁰ n. Br. in den Vereinigten Staaten, ja sogar durch Kultur in der alten Welt verbreitet sind und stellenweise in so großer Menge auftreten, daß sie den Charakter der Gegend geradezu bestimmen. (Siehe Tabelle Nr. 28—33.)

Für *Opuntia subulata*, wie dies auch für viele andere Sukkulente gilt, sei erwähnt, daß sich in höherem Alter, verbunden mit einer Abrundung des Stammes, bei den aufrecht wachsenden Arten der Leitbündelzylinder völlig schließt, während unter der Epidermis sich eine starke Korkschicht entwickelt.

Zur Vergleichung mit typisch sukkulenten Kakteen ziehen wir die zur selben Ordnung gehörenden holzigen und beblätterten Peireskien heran. Die Unterfamilie C Peireskioideae mit dem Tribus Peireskieae umfaßt Sukkulente von dem Aussehen der meisten Dikotyledonen (10) mit reich verzweigtem, verholzendem Stamm. Während allen anderen Kakteen Laubblätter fehlen — abgesehen von den kleinen, schuppigen, mit breiter Basis aufsitzenden Blättern bei *Rhipsalis, Epiphyllum, Phyllocactus* und einigen *Cereus*-Arten —, besitzen die Peireskien breite, laubige, mehr oder weniger fleischige Blätter. Die bekannteste Art, *P. aculeata*, ist von den Antillen bis Brasilien verbreitet und stellt einen stark bestachelten, aufrechten Strauch dar. *P. Godseffiana* ist vermutlich ein Bastard. Die dritte Art war mir nicht möglich zu bestimmen, da sie zur Zeit blatt- und blütenlos war. (Siehe Tabelle Nr. 34—36.)

Die nicht oder höchstens schwach sukkulenten Peireskien, verglichen mit den vorher besprochenen typisch sukkulenten Cactaceen, zeigen also hinsichtlich des „Sukkulentenmerkmals", daß bei den ausgesprochenen Saftpflanzen die meist nur wenig entwickelten Leitbündel und vor allem die enorme Entwicklung des Grundgewebes als Kennzeichen in Betracht kommen. Schleimzellen, Kalkoxalat, die verschiedenen Ausbildungen des Hautgewebes können nur als Charakteristikum der Kakteen dienen, nicht aber allgemein als Merkmal der Sukkulenz angesprochen werden.

Im allgemeinen läßt sich über die Anpassungserscheinungen bei den untersuchten Kakteenarten folgendes sagen:

Der innere Aufbau der angeführten Sukkulenten, die Verhältnisse von Mark zu Rinde, das Vorkommen von sklerenchymatischen Elementen und verdicktem Hypoderma richtet sich anscheinend vorwiegend nach der Art des Wachstums, d. h. ob aufrecht oder hängend, also nach rein mechanischen Gesichtspunkten. Je nachdem beanspruchen diese Pflanzen zur Wasserspeicherung Rinde und Mark oder letzteres allein, oder nur die Rinde. Charakteristisch ist, daß bei den Rhipsalideen mit ihren oft sehr kleinen Querschnitten (d = 0,2 cm) enorm große Schleimzellen vorhanden

sind, daß dafür verdicktes, kollenchymatisches Hypoderma fehlt, während die aufrechten Arten relativ weniger und kleinere Schleimzellen aufzuweisen haben, dafür aber stark verdicktes Hypoderma besitzen. Die hängenden *Cereus*-Arten schließen sich in bezug auf das Hypoderma mehr an die aufrechten *Cereus*-Arten an, im Zahlenverhältnis der Rinde und dem Vorkommen sklerenchymatischer Elemente aber mehr an die Rhipsalideen, so daß gewissermaßen ein Kompromiß zwischen verwandtschaftlichen und habituellen Beziehungen geschlossen wird. Es scheint, daß gerade die Schleimzellen für die Wasserspeicherung von größter Bedeutung sind. Das Wasser findet sich in den Schleimzellen wahrscheinlich sehr fein suspendiert, vielleicht emulsionsartig und gestattet der Pflanze, in Zeiten der Not, äußerst haushälterisch damit umzugehen. Einige hängende *Cereus*-Formen zeichneten sich durch außerordentlich großen Schleimgehalt aus und waren so mit ihrem verdickten Hypoderma doppelt gegen zu starke Transpiration gesichert. Wo die Rinde Assimilation und Speicherung übernimmt, findet man unter der Epidermis resp. dem Hypoderma erst ein typisches Assimilationsgewebe mit stark chlorophyllhaltigen Zellen, die allmählich in mehr lockeres, elliptisch bis rundzelliges Rindengewebe übergehen. Bei den Mamillarien bilden, wie schon erwähnt, die warzenförmigen Auswüchse die Assimilationsorgane, wie dies bei anderen zum Zwecke einer Vergrößerung der Oberfläche durch vorstehende Rippen, Flügel, blattartige Ausbildung der Stengel usw. erreicht wird. Die Mamillen führen relativ wenig Schleim, der dafür im Stammteil mehr anzutreffen ist. Hervorzuheben ist die auffallende Größe einiger Gefäßbündel, bei *M. pusilla* 900 μ, bei *M. Wildii* 2000 μ. Die Opuntien, mit meist aufrechtem Habitus, fallen auf dem Querschnitt schon durch ihr großes Mark auf. Das verdickte, mehrschichtige Hypoderma sorgt hier neben Schleimzellen für genügenden Transpirationsschutz.

Wir können also schon innerhalb der Familie der *Cactaceen* sehen, daß auch die zur Sukkulenz gehörenden Eigenschaften gewisse Unterschiede erkennen lassen, die den nach den systematischen Merkmalen gebildeten Gruppen entsprechen; daß also der phylogenetische Charakter auch hier so gewahrt wird, daß wir bei diesen, in ihrem Habitus durch die Sukkulenz übereinstimmenden Formen, schon so ziemlich nach dem Querschnittsbild die Rhipsalideae, Cereoideae, Opuntioideae, Mamillariae zu erkennen vermögen. Die Sukkulenz ist hierdurch aber schon als eine Anpassungserscheinung charakterisiert. Es ist also wohl als richtig anzunehmen, wenn Dinter (8) behauptet, daß die extremen Lebensformen der Wüste aus wahrscheinlich heute nicht mehr existierenden Arten des Binnenlandes mit subtropischem Klima hervorgegangen sein müssen, nicht aber umgekehrt.

Begeben wir uns nun aus der kakteenreichen Neuen Welt in die Alte Welt nach Afrika, so treten uns scheinbar dieselben Pflanzenformen wieder entgegen. Es sind aber nicht Kakteen, sondern die oft zum Verwechseln ähnlichen *Euphorbia*-Arten,

die hier ihre Heimat haben. Bentham (26) folgert aus seinen Untersuchungen, daß die Urheimat der Euphorbiaceen überhaupt die Tropen der Alten Welt seien, mit den zwei Entwicklungszentren, dem Sudan und Madagaskar einerseits und dem malayischen Archipel andrerseits. In Südafrika bewohnen, wie auch Berger (4) angibt, die *Euphorbia*-Arten die wüsten- und steppenartigen Gebiete und trockenen Berglehnen vom Kap bis Groß-Namaland. Letztgenannter Autor führt auch an, daß viele sukkulente *Euphorbia*-Arten von den stacheligen Kakteen dem Äußern nach oft nicht zu unterscheiden seien, da sie sich wie „Zwillinge" gleichen. Er nimmt wie Dinter (8) an, daß diese Formen im Laufe ungemessener Zeiträume sich von der gewöhnlichen Pflanzengestalt zu den „Karikaturen" herangebildet haben, als die sie uns heute erscheinen. Die Bedingungen zur Ausbildung sukkulenter Pflanzen, wie starke Transpiration, erschwerte Wasserzufuhr, sind nach Marloth (22) vor allem in Südafrika in der Karroo und hier wieder besonders in deren zentralem Teil der *Gough* am reichlichsten vorhanden. Monate vergehen hier, ohne daß auch nur ein Tropfen Regen fällt. Die Gesamthöhe der Niederschläge in mehreren Jahren beträgt oft nur wenige Zentimeter. Daß hier nur solche Gewächse zu leben vermögen, die nicht nur lange Trockenperioden ertragen können, sondern, bei der großen Unzuverlässigkeit jeder Wasserzufuhr, auch jede zu erhaschende Wassermenge, die sich ihnen in Form von vorüberziehenden Gewittern oder Regen oder vielleicht auch im Tau der Nacht bietet, auszunützen imstande sind, ist selbstverständlich. Hierzu befähigt sind aber besonders gut die Sukkulenten. Außerdem ist zu berücksichtigen, daß das Innere Südafrikas zu den sonnigsten Gebieten (22) der Erde gehört. Aus den Messungen, die vorliegen, soweit es sich um bewohnte Länder handelt, beträgt die mittlere Sonnenscheinsdauer hier 76 %. Sie übertrifft also bedeutend die von Madrid, Südaustralien und Indien, gar nicht zu sprechen von der möglichen Bestrahlung Italiens mit 52 %, Deutschlands mit 38 % und Englands mit 30 %. Marloths Worte, daß die Karroo „ein eigner Bildungsherd, eine wahre Zuchtanstalt für Sukkulente ist", sind also wohl sehr treffend.

In ihrer Gesamtheit ist die Familie der Euphorbiaceen mit über 4500 Spezies über die ganze Erde verbreitet (10) und nimmt an Zahlengröße die vierte Stelle unter den Dikotyledonen ein. Aber die Fülle sukkulenter Arten wie bei den Cactaceen finden wir bei ihnen nicht. Denn während die ca. 1500 Arten zählende Kaktusfamilie, man darf wohl sagen, fast hundert Prozent Sukkulente besitzt, hat die Familie der Wolfsmilchgewächse, obwohl an Zahl der Arten den Kakteen dreifach überlegen, nur eine verhältnismäßig kleine Anzahl typischer Saftpflanzen aufzuweisen. Von den ca. 210 bestehenden Gattungen ist es hauptsächlich die Gattung *Euphorbia*, die typische Stammsukkulente besitzt. Allerdings hat die Natur in dieser einen Gattung eine erstaunliche Menge unter sich sehr stark abweichender Formen geschaffen.

Es ist interessant zu sehen, wie innerhalb der relativ wenigen sukkulenten Arten der Gattung Euphorbia so zahlreiche Formen der Kakteen sich wiederfinden. Ich erwähne nur die an *Rhipsalis*-Arten erinnernde *Euphorbia mauritanica* und *E. aphylla*, oder die *Cereus*-ähnlichen *E. echinus* und *E. officinalis*, die flachsprossige *E. xyllophylloides* und *E. alcicornis* oder die an *Mamillaria* oder *Echinocereus* erinnernde kugelige *E. globosa*. An *Euphorbia* schließen sich noch die Gattungen *Synadenium* und *Pedilanthus* als Gattungen mit vorwiegend sukkulenten Arten an.

Die angegebenen Spezies wachsen im allgemeinen nicht unter so verschiedenen Lebensbedingungen wie die besprochenen Kakteen, die aus glutheißen Gebieten bis an die Schneegrenze hoher Gebirge vorkommen. Da es nur terrestrische, meist aufrecht wachsende Pflanzen sind, ist auch ihre Lebensweise mehr einheitlich, gleichgültig ob die Heimatländer einzelner Arten oft weit auseinanderliegen und deshalb abgeänderte klimatische und geologische Verhältnisse bestimmt da sind. Denn die auf Teneriffa heimische *E. aphylla* oder die am Kap lebende *E. mauritanica* oder die in Ostindien beheimatete *E. neriifolia* oder die auf den canarischen Inseln wachsende *E. canariensis* vegetieren sicherlich unter abweichenden Lebensbedingungen.

Für uns hier mag aber die Tatsache gelten, daß die nachstehend besprochene Anatomie der sukkulenten Euphorbien im Gegensatz zu den Kakteen einheitlicher ist und die Verschiedenheit in der Ausbildung der einzelnen Gewebe wesentlich geringer ist, wie dies zum Teil schon an den topographischen Querschnittsbildern zu erkennen ist.

Als erstes und für alle Sukkulenten wohl wichtigstes Gewebe möge das Hautgewebe eine kurze Betrachtung finden, wobei ich mich hauptsächlich auf das bei meinen Arten Gefundene stütze. Bei allen Arten ist die Epidermis einschichtig. Ihre Außenwand ist meist eben, seltener stärker vorgewölbt, wie z. B. bei *E. mauritanica*. Papillenbildung habe ich nicht beobachtet. Es ließen sich die Bestandteile der Außenwand, die Kutikula, als dünnes, äußeres Oberhäutchen die Kutinschichten als mittlere Lage und die Zelluloseschichten als innerster Teil meist gut unterscheiden. Die Kutinschicht ist immer deutlich zu erkennen und hat stets mehr oder weniger großen Anteil an der Zusammensetzung der Außenwand. Äußerst schwierig dagegen ist oft die Erkennung des Zellulosehäutchens, das bisweilen nur bis zu einem verschwindend kleinen Hautbelag sich an die Kutinschicht anlegt. Die Behauptung Gauchers (13), die von Dommel (9) später bestätigt wurde, daß die Epidermisaußenwand der tropischen Euphorbiaceen-Arten durch und durch aus Kutin bestehe, ist schon durch die Arbeiten von Stade (32) und Trumpke (36) hinfällig geworden. Ich schließe mich also, wie schon angedeutet, den letzten Autoren an. Die Seitenwände, wie die stets zarte Innenwand, sind normal und bestehen nur aus Zellulose. Nur bei vorgewölbter, verdickter Außenwand greift die Kutinisierung

auf die Seitenwände über, und zwar so, daß sie sich keilförmig oder zapfenförmig in die Seitenwand einschiebt. Die Gestalt der einzelnen Epidermiszellen ist auf dem Querschnitt durchschnittlich quadratisch oder rechteckig. Auf dem Längsschnitt erscheinen sie meistens lang parenchymatisch. Die Flächenansicht bietet ein Bild von polygonalen, unregelmäßigen Zellen. Teilungen von Epidermiszellen in antikliner Richtung sind auch hier häufig zu beobachten.

Haargebilde irgendwelcher Form habe ich bei keiner der untersuchten Arten gefunden. Sie verhalten sich wie die tropischen Euphorbiaceen-Arten, die nach der Angabe Stades auch nicht mit Haaren versehen sind, während die meisten Euphorbiaceen-Gattungen, wie die Crotoneen, Phyllantheen und Ricinocarpeen, vielfach sehr komplizierte Haare (31) aufweisen.

Wachsausscheidungen, teils von ansehnlicher Dicke (*E. globosa E. canariensis*), meistens aber nur als dünner Belag wurde bei allen untersuchten Arten beobachtet.

Von besonderer Wichtigkeit ist auch hier wieder der Bau, die Lage und die Anzahl der Spaltöffnungen. Es liegen allgemein nur zwei Nebenzellen parallel zur Spaltrichtung um den Spalt, eine Anordnung, die man bekanntlich den Rubiaceen-Typus nennt. Die Schließzellen, stets kleiner als die Nebenzellen, erscheinen im Querschnitt ellipsoidisch und tragen an den beiden Rändern des Spaltes dreikantige, zipfelförmige Verdickungsleisten, die bald spitzer, bald stumpfer gestaltet sind. Die Spaltöffnungen liegen entweder in gleicher Höhe mit der Epidermis (z. B. *E. globosa E. resinifera, E. alcicornis, E. mamillaris*) oder sie sind eingesenkt wie bei *E. pendula, E. aphylla, E. neriifolia.* Bei den unter der Epidermisoberfläche liegenden Spaltöffnungen ist zu beachten, daß sich die Einsenkung nicht auf den ganzen Spaltöffnungsapparat zu beziehen braucht, sondern häufig nur die Schließzellen tiefer liegen, wie bei letztgenannter *E. neriifolia* oder *E. mauritanica.* Sind die Spaltöffnungen eingesenkt, wie ich dies bei *E. pendula* besonders gut studieren konnte, so werden die benachbarten Epidermiszellen stets in Mitleidenschaft gezogen, d. h. ihre Gestalt und Lage ändert sich in bezug auf die übrigen Oberhautzellen. Die Zellwände der an die Spaltöffnung angrenzenden Epidermiszellen haben sowohl gegen die andern Epidermiszellen als auch zur radialen Richtung der Stammachse überhaupt eine Schrägstellung (Figur 9).

Der tangentiale Durchmesser der einzelnen Zelle tritt weit hinter dem radialen zurück, ebenso wird das Lumen bedeutend verkleinert. Auffallend waren bei *E. pendula* die in der Atemhöhle zahlreich auftretenden kristallinischen Ausscheidungen, wie sie häufig an Alkoholmaterial gefunden werden. Die Zahl der Spaltöffnungen schwankt nach den Angaben Trumpkes (36) sehr. Als Grenzwerte gibt er für *E. drupifera* 5 pro qmm und für *E. microcyantha* 80 pro qmm. Vergleicht man diese Zahlen mit den bei den Kakteen gefundenen, so sieht man gleich, wie es

innerhalb der Kakteen für *Lepismium* und *Epiphyllum* einerseits und *Rhipsalis* und *Cereus* andrerseits schon nachgewiesen wurde, daß die Natur die sukkulenten Euphorbien mit ihrem relativ noch schwächer ausgebildeten Hautgewebe auch dementsprechend mit weniger Stomata ausstattet und somit die Transpiration hier durch Verminderung der Spaltöffnungszahl herabgesetzt wird.

Die Korkbildung, welche immer vom Alter der Pflanze abhängt, tritt auch bei den stammsukkulenten Euphorbien viel später auf, als dies bei anderen Pflanzen geschieht. Leider konnte ich das Alter der untersuchten Exemplare nicht erfahren. *E. grandidens* war von meinen Arten die einzige, die einen vollständigen Korkmantel aufwies. Sein Aussehen und seine Bildung bietet mit dem Kork der Cactaceen verglichen nichts Besonderes.

Durchaus einheitlich gebaut ist bei den untersuchten sukkulenten Euphorbien das Hypoderma. Wir finden es ganz im Gegensatz zu den Kakteen stets einschichtig. Die hypodermalen Zellen sind fast immer gut erkennbar, obgleich ihre Zellwände sich meistens nicht sonderlich durch Verdickung von denen des angrenzenden Rindengewebes auszeichnen. Nur bei vereinzelten Arten, wie z. B. *E. parvimannia*, *E. mauritanica*, heben sich deutlich die Hypodermazellen durch einfach verdickte Zellwände ab. Mehr noch als durch die Art der Wandverdickung ist das Hypoderma natürlich durch dessen mehr eckige Zellform und das Fehlen von Chlorophyll zu erkennen. Auf dem Querschnitt erscheinen die Zellen quadratisch oder rechteckig oder sechseckig. Auf dem Längsschnitt sind diese Formen länger parenchymatisch gestreckt. Bei einzelnen wenigen Arten aber ist die Grenze in das Rindengewebe durch die große Übereinstimmung der Zellformen nur äußerst schwer zu erkennen, zumal durch das Schneiden Chlorophyllkörner in die Hypodermazellen mitgerissen werden und so noch größere Ähnlichkeit hervorrufen. Auf die wenigen geringen Unterschiede des Hypodermas wird in den Tabellen nicht eingegangen, es wird nur als einschichtig bezeichnet.

Das Rindenparenchym der sukkulenten Euphorbiaceen entbehrt fast vollkommen des bei den Cactaceen geschilderten typischen palisadenförmigen Assimilationsgewebes. Nur bei *E. aphylla*, *E. mauritanica* und *E. grandidens* ist das äußere Gewebe als eine Art von Palisadenparenchym von dem inneren, aus mehr abgerundeten Zellen bestehenden unterschieden. Bei den anderen dagegen beginnt sofort unter dem Hypoderma ein aus ovalen oder rundlichen Zellen bestehendes Gewebe, und es ist nur eine Andeutung von Palisadenparenchym vorhanden, insofern in den äußersten Lagen die Zellen durch mehr eckige Form, radiale Streckung und Reihenbildung sowie reichlicheren Chlorophyllgehaltes ausgezeichnet sind (hierher die größte Anzahl der angeführten Arten). Der Gehalt an Chlorophyll nimmt aber gegen das Innere schnell ab, so daß bisweilen schon gegen die Mitte zu fast vollkommen chlorophyllfreie Zellen liegen. Auch hier beobachtet man, daß in der farblosen Rindenmitte die größten

Zellen liegen und auch das Gewebe mehr schwammigen Charakter hat und lockeres Gefüge zeigt. Auf die Gefäßbündel zu werden die Zellen kleiner, schließen enger aneinander, wodurch das hier liegende Gewebe festere Formen annimmt. Im Pericykel findet man bei einigen Arten z. B. *E. mauritanica, E. aphylla* kappenförmig über dem Phloem isolierte Bastfasergruppen. Auch einzelne, bald in der Rinde, bald im Mark liegende Fasern treten auf. Ihre Verdickung ist sehr verschieden, doch habe ich Fasern wie bei *Peireskia* z. B. nicht gefunden. Überhaupt entbehrte die Mehrzahl der sukkulenten Euphorbien der Bastfasern.

Als Ersatz für die größtenteils fehlenden Fasern können die charakteristischen Milchröhren angesehen werden, die in allen Teilen der vorliegenden Spezies zu finden sind und deshalb gleich bei Besprechung der Rinde, in der sie wohl am meisten und zahlreichsten vorkommen, erwähnt werden sollen. Bekanntlich sind die Milchröhren bei den Euphorbiaceen ungegliedert, abgesehen von gegliederten, bei den Gattungen Hevea und Monihot und Milchsaftzellreihen bei der Gattung Micandra (31). Die Wandung der Röhren ist bei gewissen Arten so dick, daß nur noch ein relativ kleines Lumen übrig bleibt. Wie schon angedeutet, dienen sie dann der Pflanze mehr als festigendes Organ, denn als leitendes resp. Reservestoff speicherndes. Man könnte sie dann mit Drähten vergleichen, die, in der Rinde hängend, durch ihre große Zahl nicht unbedeutend die Biegungs-, Zug- und Druckfestigkeit erhöhen. Wahrscheinlich ist auch infolge der Nichtleitfähigkeit der Milchröhren, z. B. bei *E. xyllophylloides*, das Phloem relativ stark ausgebildet, im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den Asclepiadaceen, wo die Milchröhren ihre Leitfunktion ausführen und das Phloem schwach entwickelt ist (16). Ihre Verteilung in der Rinde ist regellos, doch sind sie sehr oft dicht an den Gefäßbündeln angehäuft (*E. canariensis, E. splendens*). Im übrigen verweise ich, was die Inhaltsstoffe der Milchröhren sowie die Bedeutung der Milchröhren im Haushalt der Pflanzen anbetrifft, auf die zahlreich vorliegende Literatur. (Siehe (13), (15), (20), (34).)

Die Frage, weshalb die kaktusähnlichen Euphorbiaceen kein typisches Palisadenparenchym zur Entwicklung bringen, während andere Sukkulente ein solches besitzen, versucht Trumpke (36) durch die Unterschiede in der Oberflächengröße zu lösen. Die „Kaktuseuphorbien" besitzen vielfach durch geflügelte Sprosse eine große Oberfläche und können daher mit einem weniger vollkommenen Assimilationssystem auskommen, während für die anderen Formen ohne Flügel und demnach mit kleinerer Oberfläche zur Sicherung der Assimilationsarbeit ein tüchtigeres System notwendig ist. Gegen diese Deutung aber läßt sich einwenden, daß der Habitus der sogenannten Tirucalliformen, wie *E. aphylla, E. mauritanica,* auch Kakteen eigen ist, wie z. B. *Rhipsalis ramulosa, Rh. dissimilis,* ohne jegliche flügelartige Ausbildung, und daß daher, unter Berücksichtigung der Mannigfaltigkeit letztgenannter Familie, die Anwendung des Ausdrucks „kakteenartiger" Habitus bei den Euphorbiaceen in diesem Falle

schon sehr dehnbar ist. Was die Oberflächenvergrößerung angeht, so zeigten gerade die geflügelten Sprosse bei den Kakteen typisches Assimilationsgewebe. So einleuchtend auch die auf die Euphorbiaceen bezogene Deutung der Oberflächenvergrößerung ist, glaube ich den Grund für das Fehlen des Assimilationsgewebes bei genannten Euphorbiaceen mehr in phylogenetischen Beziehungen suchen zu müssen.

Außer der in den Milchröhren vorhandenen knochenförmigen Stärke finden sich in der Rinde sehr oft und in ansehnlicher Menge Stärkekörner von ovalem oder kreisförmigem Umriß und Kalkoxalat in Form von Drusen. Man findet die Stärke meist um die Leitbündel dichter liegend. Gaucher (13) hat für das Zusammentreffen einer Anhäufung der Stärke und der Milchröhren gleichzeitig im Pericykel physiologische Beziehungen angenommen. Eine Speicherung der Stärke fast nur im Mark, wie ich dies besonders bei Rhipsalis-Arten angetroffen, fand ich bei keiner der angegebenen Arten. Es stimmt dies mit der Beobachtung bei den Kakteen insofern überein, als die Arten, wo Rinde und Mark annähernd gleich stark waren, ebenfalls die Stärke in beiden aufwiesen.

Da das Mark physiologisch in gleichem Sinne wie die Rinde beansprucht wird, hier also wieder mehr oder weniger den innern Wasserspeicher darstellt, so stimmt es im Zellaufbau mit der Rinde überein. Alles bei den Cactaceen über das Mark Gesagte gilt auch hier. Makroskopisch tritt es vielfach durch hellere Farbe hervor. Besonders zu erwähnen ist nur das Vorkommen von diaphragmatischem Mark. Bei *E. canariensis* zeigte der durch das Zentrum des ganzen Stengelstückes gemachte Längsschnitt ein Mark mit linsenförmigen Hohlräumen, so daß die zwischen ihnen liegenden und sie trennenden Diaphragmen an der Ansatzstelle bedeutend dicker sind als in der Mitte. Bei *E. grandidens* und *E. Hermentiana* fand ich die diaphragmatische Ausbildung vollständiger. Es waren bei ihnen gleichmäßig dünne Marklamellen in 0,1—0,15 cm Abständen stockwerkartig übereinander ausgespannt, so daß auf diese Weise größere Hohlräume entstanden, die im Längsschnitt als flache Rechtecke erschienen. Angaben über ein Vorkommen diaphragmatischen Markes bei diesen Euphorbien finde ich merkwürdigerweise bei keinem der zitierten Autoren. Verholztes Mark habe ich nicht angetroffen.

Die Anordnung der kollateral gebauten Gefäßbündel ist bei den vorliegenden Arten nicht einheitlich. Isolierte, kleine und weit auseinander gerückte Leitstränge herrschen vor (Typus *E. officinalis*). Übergänge zu völlig geschlossenem Gefäßbündelkreis, d. h. also isolierte, aber eng zusammenliegende, oft nur durch 2—3 Markstrahlreihen voneinander getrennte Bündel sind z. B. bei *E. parvimannia, E. splendens* und *E. caput Medusae* vorhanden. Ganz kontinuierliche Gefäßbündelringe zeigten *E. pendula, E. grantii, E. grandidens*. Es ist auffallend, daß, wie bei den Kakteen, anscheinend nur solche Spezies zur Bildung zusammenhängender Holzkörper befähigt sind, deren Querschnittsbild

kreisrunde Form hat, wo also der Stengel säulenförmig ist. Bei quadratischen, rechteckigen oder ovalen Umrissen finden wir bei keiner der angegebenen Arten einen kontinuierlichen Gefäßbündelring. Der Stammumriß ist also für die Anordnung der Gefäßbündel maßgebend, womit schon gesagt ist, daß sogar bei flügelartiger Sproßausbildung die Linie, auf der die Gefäßbündel im Querschnitt angeordnet sind, dem Umriß ziemlich parallel verläuft, wie bei *E. abessynica.* Doch kommen gewisse, wenn auch nicht bedeutende Abweichungen von dieser Regel vor, z. B. bei *E. polygona, E. mauritanica* und *E. lactaea.* Wie es bei sukkulenten Formen typisch ist, zeigt die Ausbildung des Leitungssystems (*E. officinalis*) ein kleines, dünnwandiges Phloem, einige Cambiumzellen und ein nur aus wenigen Gefäßen oder Tracheïden bestehendes Xylem. Bei stärkerer Entwicklung findet sich außerdem noch ein mehr oder weniger reichliches Holzparenchym. Immer steht aber das Phloem an Ausdehnung dem Xylem nach. Als Bestandteile des Sekundärholzes kommen neben dem genannten Holzparenchym noch Holzprosenchym in Betracht, das ebenfalls bald dick-, bald dünnwandig ist.

Kurze Erörterung verdienen noch die fast allen Arten zukommenden rindenständigen Gefäßbündel, die teils in der Rinde zerstreut, teils regelmäßig im Kreise angeordnet sind. Ihre Bestandteile bieten nichts Besonderes. Die rindenständigen Gefäßbündel stellen Blattspurstränge dar, die sich trotz der Aphyllie erhalten haben (36). Durch den allmählichen Blattverlust nehmen sie heute eine selbständigere Stellung im Pflanzenkörper ein und mögen für das Leben der Pflanze zum Teil noch als leitende, zum Teil als mechanische Elemente in Betracht kommen. Die von Trumpke (36) gemachte Beobachtung, daß die rindenständigen Gefäßbündel an Größe und Ausdehnung den normalen meistens nicht nachstehen und auch oft eine regelmäßige Anordnung zeigen, kann ich durch die Untersuchungen an meinen Arten bestätigen.

In der Tabelle sind, da Unterschiede von aufrecht- und hängend wachsenden und terrestrischen und epiphytischen Pflanzen nicht vorkommen, alle Spezies zusammengefaßt. Alles bei den Kakteen in bezug auf Erklärung der Tabellen Gesagte gilt auch hier. (Siehe Tabelle Nr. 37—63.)

Mit den sukkulenten Arten wollen wir, wie bei den Kakteen, einige beblätterte vergleichen, deren Stengel mindestens so dick waren, wie die der sukkulenten *Euph. regis* Yubae. So erkennen wir deutlicher, was für Sukkulente charakteristisch ist.

Als Vergleichsobjekte betrachten wir: *Euphorbia Esula* (scharfe Wolfsmilch), *E. verrucosa* (warzige W.), *E. macrorrhiza* (großwurzelige W.), *E. palustris* (Sumpfw.). Sämtliche vier Arten sind krautige Pflanzen und wurden in blühendem Zustand untersucht. Die bei diesen krautigen Arten gefundene holzige Beschaffenheit ist um so mehr bemerkenswert, als bei strauch- oder baumartigen und mehrjährigen Euphorbiaceen diese Eigenschaft noch bei weitem stärker ausgeprägt sein wird.

Die Epidermis ist bei allen vier Arten übereinstimmend flach oder nur schwach gewellt. Papillen oder Haargebilde kommen nicht vor, ebenso sind sekundäre Teilungen der Epidermiszellen sehr selten. Die Epidermisaußen- und Innenwände zeigen stärkere Verdickungen gegenüber den Radialwänden. Auch das deutlich sichtbare Hypoderma weist Verdickung besonders der Tangentialwände auf. Das Hypoderma ist bei *E. Esula* und *E. verrucosa* einschichtig, bei den beiden andern Arten mehrschichtig und fast kollenchymatisch verdickt. So stimmt also die Epidermis der sukkulenten Arten mit der Oberhaut der nichtsukkulenten überein in der flachen Epidermisaußenwand, dem Fehlen von Haargebilden und der Zartheit der Radialwände. Auch war ihnen — wenigstens zur Zeit der Untersuchung — noch das Fehlen von Kork gemeinsam. Dagegen beobachtet man bei den nichtsukkulenten bedeutend weniger sekundäre Teilungen und keine Wachsausscheidungen. Stärkere Abweichungen sind in der Ausbildung des Hypoderms vorhanden. Bei den nichtsukkulenten Arten finden wir ein mehrschichtiges, kollenchymatisch verdicktes Hypoderma, im Gegensatz zu den Saftpflanzen, bei denen das Hypoderma stets einschichtig und fast immer unverdickt war.

Durch relativ kleine Zellen von flach elliptischer bis runder Gestalt ist das Rindenparenchym charakterisiert. Bei *E. Esula* und *E. verrucosa* lassen die Zellen noch kleinere oder größere drei- bis viereckige Interzellularen zwischen sich. Bei *E. macrorrhiza* vereinigen sich die Rindenzellen zu in verschiedener Richtung stehenden Platten, wodurch größere Hohlräume begrenzt werden. Diese Hohlräume sind bei *E. palustris* noch ausgedehnter und so verleugnet die Art den Charakter einer echten Sumpfpflanze mit großem Durchlüftungssystem nicht. Durch die Kleinheit der Rindenzellen und vor allem in der Bildung dieser Hohlräume unterscheiden sich diese Spezies also wesentlich von den sukkulenten Euphorbia-Arten. Der vertikale Durchmesser der einzelnen Zellen ist stets größer als der horizontale. Mit Ausnahme von *E. palustris* liegen im Rindengewebe in zyklischer Anordnung Gruppen polygonaler, verholzter Parenchymzellen, die sich bei weiterem Wachstum offensichtlich zu festigenden Elementen ausbilden. Außerdem sind die rindenständigen Gefäßbündel und die Milchröhren zu erwähnen. Letztere sind wie bei den sukkulenten Euphorbiaceen in der Nähe der Gefäßbündel angehäuft. Die Zahl der Milchröhren ist aber geringer als bei den Sukkulenten. Kalkoxalat kommt bei den erwähnten Arten nicht vor.

Das Gefäßbündelsystem ist einheitlich gestaltet. In einem zusammenhängenden, breiten Holzring liegen die Gefäße in Holzparenchym (*E. Esula*) oder Holzprosenchym (*E. verrucosa*) eingeschlossen, im Gegensatz zu den isolierten, weit auseinandergerückten Leitbündeln der sukkulenten Arten. Durch die kambiale Tätigkeit sind diese sklerenchymatischen Zellen in radialen Reihen angeordnet. Das Leptom bietet nichts Besonderes.

Der Markkörper ist bei allen Arten durch das Vorkommen größerer Zwischenräume und auffallend kleiner Zellen sehr locker.

Am stärksten ist diese schwammparenchymatische Beschaffenheit bei *E. palustris* vorhanden, was mit bloßem Auge schon festzustellen ist. Auch fühlt sich der Stengel beim Betasten schon schwammig an. Wie bei der Rinde, so fehlen dem Mark der Sukkulenten demnach die schon erwähnten Hohlräume der angeführten beblätterten Arten. Allerdings hatten, wie schon besprochen, einige sukkulente *Euphorbia*-Arten im Mark auch Hohlräume. Diese hatten aber eine ganz andere Entstehungsweise, nämlich durch Ausbildung von Diaphragmen. (Siehe Tabelle Nr. 64—67.)

Im wesentlichen ist gegenüber den Sukkulenten also bei diesen holzigen Euphorbiaceen vor allem das schwammparenchymatische Gewebe hervorzuheben, was bei keiner Sukkulenten vorhanden war. Ferner fällt neben der Kleinheit der Grundgewebezellen die durch die Eigenart des Gewebes bedingte lockere Zusammenfügung der Zellen auf, im Gegensatz zu der bei den Sukkulenten vorhandenen großen Entwicklung an zusammenhängendem Grundgewebe. Neben den festigenden Elementen ist dann noch die starke holzige Ausbildung des Fibrovasalsystems zu erwähnen, wie es bei den holzigen Peireskien gegenüber den fleischigen Kakteen auch der Fall war.

An die Cactaceen und Euphorbiaceen schließen sich die Asclepiadaceen für unsere Zwecke deswegen am besten an, weil die untersuchten Arten, mit Ausnahme von *Ceropegia*, noch typische stammsukkulente Formen sind. In ihrer Gesamtheit ist die Familie der Asclepiadaceen oder „Schwalbenwurzfamilie" hauptsächlich über die Tropen beider Hemisphären verbreitet. Nur einige Gattungen gehen über die Wendekreise hinaus (10). Die Grenzen liegen zwischen 61° n. Br. und 36° s. Br. Bemerkenswert ist auch, daß von den nach ca. 232 Gattungen mit ca. 1960 Arten zählenden Asclepiadaceen etwa $^2/_3$ der Alten Welt und nur $^1/_3$ der Neuen Welt angehören. Sie bilden ausdauernde, aufrechte Stauden, hoch aufsteigende Halbsträucher oder Sträucher (Lianen) und nur in seltenen Fällen größere Bäume.

Die für uns in Frage kommenden Arten sind blattlose, windende Sträucher (*Sarcostemna*), beblätterte Stauden oder Halbsträucher (*Ceropegia*) oder blattlose Stauden (*Stapelia*). Ihre Heimat ist Afrika, vornehmlich der Süden dieses Erdteils. Ein besonders geeigneter Entwicklungsherd ist wiederum das Kapland, das überhaupt zahlreiche Sukkulente noch anderer Familien als die der Euphorbiaceen und Asclepiadaceen birgt, wie z. B. Kleinien und Pelargonien (2). Von Asclepiadaceen findet man hier außerordentlich zahlreiche Arten (1). Die klimatischen Verhältnisse des Kaplandes sind bei den Euphorbiaceen schon genügend berücksichtigt. Von den dort vorkommenden Arten gehören die meisten der Subtribus Ceropeginae an, zu der außer *Ceropegia* auch die Gattungen *Stapelia* und *Heurnia* gezählt werden. Mit der allmählichen Blattreduktion, wie sie bei der Gattung *Ceropegia* vorkommt, geht eine stärkere sukkulente Entwicklung des Stammes Hand in Hand. *Ceropegia Sandersonii* z. B.

besitzt noch dickfleischige Blätter und einen mäßig fleischigen Stamm. *Sarcostemna viminale* ist eine windende, blattlose Pflanze mit fleischigen, bleistiftdicken Ästen, nicht unähnlich *Rhipsalis*-Arten. Alle anderen angeführten Arten haben typischen Sukkulentenhabitus, etwa *Cereus grandiflorus* oder *C. rostratus* vergleichbar. Die Blattreste stellen bei den zuletzt genannten Asclepiadaceen nur kleine, teils spitze, teils stumpfe Höcker dar, die in deutlich dekussierter Stellung angeordnet sind. Die Stämme waren alle von hellgrüner oder dunkelgrüner Farbe. Da *Stapelia conspurcata* und *St. grandiflora* Haargebilde an der Oberfläche tragen, erscheinen deren Stammteile wie von einem weißen Flaum überdeckt. Bei *Sarcostemna viminale* und *Heurnia Schneideriana* sind die Stengel mit einer starken Wachsschicht bedeckt und erscheinen deshalb graugrün. Beim Reiben mit einem Tuche tritt ein grüner Glanz auf, der jedenfalls von einer Art von Politur infolge der Wachsschicht hervorgerufen wird.

Um Wiederholungen in der Beschreibung der anatomischen Verhältnisse mit den schon besprochenen Cactaceen und Euphorbiaceen zu vermeiden, seien bei den sukkulenten Asclepiadaceen hauptsächlich die Besonderheiten erwähnt. Ich bemerke schon jetzt, daß die Anatomie der sukkulenten Gattungen mit den normalen Asclepiadaceen im großen und ganzen übereinstimmt und nur durch die allen Sukkulenten zukommenden Eigenschaften sich unterscheiden, wie: lange Erhaltung der Epidermis, weit auseinander gerückte Gefäßbündel und mächtige Ausbildung des Grundgewebes.

Die stets einschichtige Epidermis ist flach (*St. hirsuta, St. homoensis*) oder wellig (*Sarcost. vim.*) und dann stark kutikularisiert. *Cerop. Sandersonii* besitzt eine papillöse, ebenfalls stark kutikularisierte Epidermis. Die schon erwähnten Haare sind einzellig. In Hinsicht auf die Form der Epidermiszellen, deren Zellwandbeschaffenheit usw. unterscheiden sich die beobachteten Spezies wie die Euphorbia-Arten, weshalb ich auf die bei den Euphorbiaceen gegebenen Schilderungen verweise und auf die im Literaturverzeichnis zitierte Arbeit von Treiber (35). Sekundäre Teilungen in den Epidermiszellen scheinen bei den Asclepiadaceen nicht so ausgiebig zu sein, wie ich dies bei den vorher besprochenen Sukkulenten gefunden habe. Es mag diese Erscheinung aber auch mit der zufälligen Größe der vorhandenen Exemplare zusammenhängen, deren größter Stammdurchmesser 1,5 cm nicht überschritt, während die untersuchten *Cereus*-Arten oft über 4 cm Stammdurchmesser hatten. Die Spaltöffnungen sind nach dem Rubiaceen-Typus gebaut, d. h. also zwei Nebenzellen liegen parallel mit dem Spalt. Die Zahl der Spaltöffnungen schwankt zwischen 30 und 150 auf 1 qmm, wobei ich jedoch bemerke, daß diese Angabe zum Teil auf Schätzung beruht, da durch die Papillen und Wachsausscheidungen genaue Zählungen äußerst schwierig sind. Kork war bei keiner der untersuchten Spezies vorhanden. Makroskopisch sichtbare Wachsausscheidungen haben, wie schon angedeutet, *Sarcostemna vim.* und *Heurnia.*

Das vielleicht allen Sukkulenten zukommende Hypoderma weist bei den Asclepiadaceen keine Besonderheiten auf und stimmt mit dem der meisten Euphorbiaceen überein. Es ist hier ebenfalls, vom Fehlen des Chlorophylls abgesehen, oft nur durch mehr tangentiale Streckung der Zellen deutlich von dem angrenzenden Rindengewebe zu unterscheiden.

Auch über das Rindengewebe ist in der Hauptsache dasselbe zu sagen wie bei den schon behandelten Sukkulenten. Die bekannten ungegliederten Milchröhren der Asclepiadaceen sind auch allen angeführten Arten eigen. Sie finden sich in Rinde und Mark vor, bei den verschiedenen Arten in verschieden hohem Maße. Relativ zahlreiche Milchröhren beobachtete ich bei *Sarcostemna viminale.*

Das aus dünnwandigen Parenchymzellen bestehende Rindengewebe ist, wie die Querschnittbilder schon zeigen, im Verhältnis zum Markkörper meistens bedeutend kleiner. Bei den untersuchten Arten schließt sich das chlorophyllhaltige Rindenparenchym mit gleichmäßig dünnwandigen Zellen an das Hypoderma an, im Gegensatz zu sehr vielen nichtsukkulenten Asclepiadaceen, wo zwei bis drei äußere Zellagen sich durch kollenchymatische Verdickungen von dem mehr im Innern liegenden Rindenparenchym abheben. Auch habe ich nirgends Steinzellen beobachtet, wie es bei gewöhnlichen Asclepiadaceen häufig der Fall ist. Im Innern der Rinde liegen über den Phloemteilen bei den *Ceropegia*-Arten relativ starke Bastfasergruppen. Sie bilden nur einen Kreis im Unterschied von einer Anzahl Formen gewöhnlicher Asclepiadaceen, bei denen zwei bis drei Kreise Bastfasern vorkommen. Es ist also innerhalb der Familie bei den untersuchten Spezies ein allmähliches Zurücktreten der Bastfasern zu beobachten, was bei den typischen Sukkulenten-Arten wie *Stapelia grandiflora* und *St. tsomoensis* noch auffälliger wird. Die hellziegelrote Färbung der Bastfasern mit Jod in Jodkalium sei der Vollständigkeit halber noch erwähnt. Im wesentlichen lehnt sich die Ausbildung des Rindengewebes also an das der Euphorbiaceen an. Während aber Milchröhren beiden gemeinsam sind, fehlen den Euphorbia-Arten die Bastfasergruppen fast vollständig, wohingegen das Rindengewebe der Asclepiadaceen sich von dem der Kakteen hauptsächlich durch das Fehlen von Schleimzellen unterscheidet. Kalkoxalat in Form von Drusen habe ich nur bei *Sarcost. vim.* angetroffen. Es ist dies um so auffälliger, als die sukkulenten Kakteen und Euphorbiaceen reichlich Kalkoxalatdrusen enthielten. Hiernach dürfte ein reichliches Vorkommen an Kalkoxalat zwar nicht als sukkulentes Merkmal gelten, wohl aber kann Kalkoxalat der stark überwiegenden Mehrzahl der Sukkulenten zugesprochen werden.

Der bikollaterale Bau der Gefäßbündel ist als Familienmerkmal bei allen untersuchten sukkulenten Asclepiadaceen wiederzufinden. Der äußere Cambiumring ist besonders bei den Arten mit kontinuierlichem Gefäßbündelring (*Cerop. Sandersonii,*

Sarcost. vim.) gut ausgebildet. Das normale, äußere oder exoxyläre Phloem wie das innere endoxyläre sind bei allen Spezies stark entwickelt. Bleibt das innere Leptomcambium längere Zeit tätig, wie bei *C. Sandersonii,* so sind zum Teil Phloempartien als auch benachbarte Markzellen etwas kollabiert. Man erkennt dies auch daran, daß die Interzellularen im Innern des Markes größer sind, als die dem Holzring genäherten. Charakteristisch ist wieder, daß die beblätterten Sukkulenten (*C. Sanders.*) noch einen geschlossenen Gefäßbündelring haben, während die andern, mit Ausnahme von *Sarcost. vim.*, weit auseinanderliegende Gefäßbündel besitzen. *Ceropegia dichotoma* mag mit einzelstehenden, aber eng aneinanderliegenden Gefäßbündeln einen Übergang zwischen den erwähnten Arten bilden. Das Xylem besteht aus Gefäßen und Tracheïden, die bei *C. Sanders.*, *C. dichotoma* und *Sarcost. vim.* in Holzparenchym eingeschlossen sind. Bei typisch Sukkulenten wie *Stap. multiflora, St. conspurcata,* hat das Xylem keine festigenden Elemente. Der Insertion der dekussiert stehenden Blätter entsprechend treten bei *Cerop. Sanders.* und *Cerop. dichotoma* an zwei gegenüberliegenden Stellen die Gefäßbündel durch besondere Mächtigkeit hervor, wie dies auf den Querschnittbildern auch angedeutet ist. Die Struktur des Markes bietet im Vergleich mit den andern schon besprochenen Sukkulenten nichts Neues. (Siehe Tabelle Nr. 68—76.)

Unter den Kompositenspezies finden sich einige mit dickfleischigen Stämmen, die wir deshalb untersuchen. Sie sind insofern nicht mehr typisch stammsukkulent, als alle gewöhnliche, flache Blätter tragen, wie *Kleinia neriifolia* und *Kleinia articulata* oder auch dickfleischige, wie *Kleinia Haworthii* und *Senecio ficoides.* Diese Arten gehören zu der Tribus *Senecioideae,* Genus *Senecio,* das ca. 1200 Arten umfaßt, darunter Kräuter, Sträucher und Bäume. Der Habitus der vorliegenden Spezies ist sehr verschieden. *Senecio* (*Kleinia*) *neriifolia* besitzt einen geraden, aufrechten Stamm mit endständiger Blätterkrone. Die Pflanze ist *Euphorbia regis* Jubae, besonders in jüngeren Stadien, zum Verwechseln ähnlich. Der untersuchte Stengel hatte ca. 1 cm Durchmesser, war von grüner Farbe und sehr saftig. Die Blätter sind schmal, lanzettlich. Bei *Senecio articulata* entsprießen der Wurzel zahlreiche Stengel mit mehr obovaten, fiederspaltigen, gekerbten Blättern. Charakteristisch ist für diese Spezies die tiefe Einschnürung des Stammes, die jedesmal da, wo ein neuer Zweig ansetzt, auftritt. Das mir von Darmstadt übersandte Stengelstück von *Senecio Anteuphorbium* maß 18 cm. Es war ein fast zylindrischer grüner Stamm, mit wenigen, fleischigen Blättern, die wechselständig an diesem inseriert waren. Der Habitus ist der eines aufrechten Strauches. Die folgenden drei Arten stellen nur krautartige Gewächse dar, mit dicken, stark saftigen Blättern. Man kann innerhalb dieser angeführten, sukkulenten Kompositen gut beobachten, wie bei zunehmender Blattsukkulenz die Sukkulenz des Stammes allmählich abnimmt und umgekehrt. *Kleinia Haworthii* besitzt außerordentlich saftreiche Blätter, die einer unreifen Pflaume

nicht unähnlich sind. Sie besaßen einen Durchmesser von 0,8 cm, während der des Stammes nur 0,35 cm war. Die Blätter sind bei dieser Art von einem dichten Haarfilz überzogen, so daß die Pflanze ein kreideweißes Aussehen hat. *S. usambarensis* und *S. ficoides* haben ebenfalls stark sukkulente Blätter, *S. usamb.* solche von handförmig, breitgebuchteter Gestalt, *S. ficoides* schmal lanzettliche. Die Blätter der ersteren waren von hellgrüner Farbe, die der letzteren erschienen durch eine Wachsschicht bläulich bereift. Die Heimat vorliegender Arten ist Afrika, vorzugsweise wieder der Süden, das Kapland.

Die gefundenen anatomischen Verhältnisse der sukkulenten Kompositen mögen, wie bei den Asclepiadaceen, nur kurz betrachtet werden, wobei also das Augenmerk vornehmlich auf die hier neu entgegentretenden Eigenschaften gerichtet ist.

Die Außenwand der Epidermiszellen ist bei allen Arten flach und stark kutikularisiert. Eine Ausnahme macht *S. Haworthii*, wo durch Korkbildung die Epidermis schon abgeworfen war. Die Kutikularisierung zieht sich bei *S. neriifolia* auch in die Radialwände hinein, die so gebaut sind, daß etwa die obere Hälfte zapfenförmig verdickt ist, die untere Hälfte sich dünner ansetzt und in eine relativ sehr dünne Membran übergeht. Bei den anderen Arten sind die Radialwände der Epidermiszellen meist sehr zart und dünn. Sie unterscheiden sich aber dennoch gut von den zahlreichen, sekundären, radiären Membranen, die in ihrer Struktur noch feiner als die ersten sind. *Kl. articulata* ist noch dadurch charakteristisch, daß an den Stellen, wo ursprünglich radiäre Zellwandungen waren, die Kutikula jedesmal einen deutlichen Höcker, eine Vorwölbung nach außen bildet. Schuppenförmige oder körnige, wachsartige Überzüge, wenn auch zum Teil in sehr dünner Schicht, habe ich bei sämtlichen Spezies beobachten können.

Unter der Epidermis tritt das gut ausgebildete, meist zweischichtige Hypoderma deutlich hervor. Seine Zellen heben sich stets durch verdickte Membranen vom angrenzenden Rindengewebe ab. Die Verdickung der hypodermalen Zellwände kann gleichmäßig sein (*S. ficoides, Kl. Anteuph.*) oder kollenchymatisch (*S. articul., S. neriifol.*). In fast jeder Zelle der oberen Hypodermazellschicht von *Kl. articulata* liegt eine Kalkoxalatdruse. Bemerkenswert sind vielleicht noch die bläulich violetten Farbstoffe (*Anthocyane*), die sich z. B. in den Hypodermazellen von *Kl. articulata* und *S. usamb.* befinden.

Das Rindengewebe weist wieder abgerundete, ovale Zellen auf mit dreieckigen Interzellularen. Die kollenchymatische Natur des Hypodermas erstreckt sich meistens auch noch auf einen relativ großen Teil der Rinde. Wie aus den Querschnittbildern ersichtlich, beansprucht das Mark die größte Masse des Stammes und übernimmt deshalb auch die Wasserspeicherung. Die Rindenzellen stehen, wie das dann meistens der Fall ist, an Größe den Markzellen etwas nach. Außer einer ausgiebigen radialen Teilung

der quergestreckten Rindenparenchymzellen beobachtet man bei *Kl. neriifolia* z. B. noch rindenständige Gefäßbündel. Wie für die *Euphorbia*-Arten Milchröhren charakteristisch sind, so sind für die Kompositen die interzellularen Sekretgänge bezeichnend. Sie liegen vielfach direkt unter dem Hypoderma oder begleiten die Gefäßbündel. Diese Harz- oder Emulsionskanäle werden von regelmäßig im Kreise gefügten Zellen umgeben. Da sie vielen Arten der Kompositenfamilie eigen sind, so haben sie sich auch bei den sukkulenten Formen erhalten. Milchröhren kommen bei den vorliegenden Arten nicht vor.

Die Gefäßbündel liegen mit Ausnahme von *S. Haworthii* in einem unterbrochenen Ring als isolierte, kleine Gruppen bei den verschiedenen Arten, einmal näher zusammen, einmal mehr auseinandergerückt. Bei *S. Anteuphorbium* liegt zwischen Sekretgang und Phloem noch eine Bastfasergruppe. Das Phloem ist überall relativ sehr mächtig. Zwischen den einzelnen Bündeln bildet sich besonders bei *S. articulata* und *S. Anteuphorbium* ein sehr schön sichtbares Interfaszikularcambium aus. Die Gefäße sind meistens ohne Begleitung mechanischer Elemente, nur bei *S. Haworthii* sind sie von gewöhnlichem Holzparenchym umgeben. Für die übrigen Arten muß ich, da ich nur isolierte Gefäßbündel vorfand, die Bemerkung Müllers (24) für *S. neriifolia* anführen, daß nur in jüngeren Stengeln die Gefäßbündel in unverholztem Gewebe liegen, in älteren aber mit dem Holze einen geschlossenen Ring bilden. Die Zahl der Gefäße ist mit der von *Euphorbia officinalis* verglichen groß. Sie liegen in radiären Reihen angeordnet, bisweilen zu mehreren nebeneinander. Durch ein oder zwei Zellreihen parenchymatischen Gewebes sind diese einzelnen Gefäßreihen voneinander getrennt.

Wie schon erwähnt, sind die Markzellen größer als die des Rindengewebes. Sie zeichnen sich aber besonders von denen der Rinde durch die Zartheit ihrer Membranen und die auffallend zahlreichen Teilungen aus. Ebenso fehlt das Chlorophyll, wodurch der Markzylinder schon makroskopisch durch hellere Farbe hervortritt. (Siehe Tabelle Nr. 77—82.)

Waren bei den untersuchten Kompositen die typischen blattlosen Stammsukkulenten schon auf die Arten *Kleinia neriifolia* und *Kleinia articulata* beschränkt, so suchen wir unter den vorliegenden Crassulaceen vergebens nach Arten mit nur saftigen Stengeln. Die Crassulaceen oder Dickblattgewächse sind fast alle Kräuter oder Sträucher mit dickfleischigen Blättern, wie der Name schon andeutet, und mit mehr oder weniger stielrunden, saftreichen Zweigen. Ihre Betrachtung gehört also nicht mehr zum eigentlichen Thema. Weil aber eine große Anzahl Crassulaceen ganz beträchtliche Stammsukkulenz besitzt, schien es aus Vergleichsgründen wissenswert genug, die Unterschiede mit den typischen Stammsukkulenten kennen zu lernen. Allerdings wiegt bei den einen die Sukkulenz des Stengels vor (*Sedum oxypetalum*), bei den anderen die der Blätter (*Cotyledon tricusspidata*). Als

Extreme mit fast holzigem Stengel und nur fleischigen Blättern können unsere *Sedum-* und *Sempervivum*-Arten gelten. Auf der anderen Seite muß der von Marloth (22) beschriebene Baum *Cotyledon fascicularis,* auch Butterbaum genannt, noch echt stammsukkulent sein. Er schildert diese in Kapland wachsende Pflanze wie folgt: „Sein Stamm ist mannsdick, 1—2 m hoch und weich und fleischig wie eine Rübe. Er besitzt nur wenige kurze aber dicke Zweige, belaubt sich bei Eintritt des Herbstregens und bleibt ca. 1/2 Jahr grün. Der im Stamm aufgespeicherte große Wasservorrat genügt der Pflanze so vollkommen zur Existenz, daß sie sehr wenig Erdreich benötigt und ihr Wurzelsystem so gering ausgebildet ist, daß man einen solchen, doch recht massigen Baum oft mit einem Fußstoß entwurzeln kann." Verfolgt man die Heimat der angeführten Spezies, so findet man, daß sie vorzugsweise wiederum in Südafrika ein Hauptentwicklungsgebiet (*Cotyledon, Crassula, Bryophyllum, Rochea*) haben, daß aber andere auch über West- und Südeuropa, ostwärts bis nach China und weiter über Mexiko, Kalifornien und Südamerika verbreitet sind (10). Nach den bisherigen Forschungen fehlen die Crassulaceen also nur in Australien und Polynesien. Obgleich die untersuchten Arten fast alle niederliegende, halb aufrechte oder aufrechte Kräuter sind, erscheint der Habitus der einzelnen Gewächse durch die verschiedenartigste Ausbildung und Insertion der Blätter doch so mannigfaltig, daß auch anatomisch große Verschiedenheiten erwartet werden sollten. Es zeigte sich jedoch eine überaus große Übereinstimmung unter den angeführten Gattungen.

Zunächst bestand fast bei allen untersuchten Spezies das Hautgewebe aus einem geschlossenen Korkring. Meistens war er von einer Mächtigkeit von 6—7 Zellreihen mit tangential gestreckten, dünnwandigen Zellen, die auf dem Längsschnitt vertikal gestreckt erschienen. Nur *Bryophyllum* und *Echeveria* besaßen noch relativ dünnwandige Epidermiszellen mit kollenchymatisch ausgebildetem Hypoderma. *Rochea versicolor* hat stengelumfassende, länglich-lanzettliche, schwach sukkulente Blätter. Sie stehen in gedrängter, dekussierter Stellung und umhüllen derart den Stamm, so daß die Stammepidermis nur in geringem Maße hervortritt. Auf dem Querschnitt des Stengels sieht man hier zunächst eine Epidermis mit nach außen gewölbten, rechteckigen Zellen. Darunter sind einige Zellschichten mit kollenchymatischer Verdickung, worauf verdicktes Rindenparenchym folgt. Bei *Crassula coccinea* war nur teilweise Korkbildung vorhanden. Die noch sichtbare Epidermis hatte fast quadratisch geformte Zellen, mit schwach welliger Außenwand und schwacher Kutikularisierung.

Die Rindenparenchymzellen zeigen ovale bis kreisförmige Gestalt und bilden 3—4eckige Interzellularen, aber ihre Membranen sind ganz im Gegensatz zu den typischen Stammsukkulenten stark verdickt. Der äußere Teil der Rinde ist immer von mehr oder weniger kollenchymatischer Beschaffenheit und geht allmählich in das hier normale dickwandige Parenchym über. Mehrere Arten (*Sempervivum Haworthii, Cotyledon orbiculata* z. B.)

haben auch an den innersten, an die Gefäßbündel grenzenden Teilen kollenchymatische Ausbildung des Rindengewebes. Allerdings ist für *Semperv. Haworthii* zu bemerken, daß der Stengel durchaus holzig war. Der dünne Stengel trägt an seiner Spitze eine große Rosette fleischiger Blätter. Bei den *Cotyledon*-Arten läßt sich sehr schön verfolgen, wie bei zunehmender Stammsukkulenz auch die Zellmembranen dünner werden. *Cotyledon orbiculata* hat fleischige, umgekehrt eiförmige, flache Blätter, die gegenständig an dem mäßig sukkulenten Stamm stehen. Die Membranen der Rindenzellen sind hier, wenn auch scheinbar unbedeutend, dünner als bei *Cotyledon tricusspidata*, die walzenförmige, außerordentlich fleischige Blätter besitzt, die dichtgedrängt an dem wenig sukkulenten Stengel inseriert sind. Offenbar dient die stärkere Verdickung des Rindenparenchyms hier dazu, neben relativ schwacher Wasserspeicherung, die Stabilität der Pflanze zu erhöhen, deren sie bei den massigen Blättern ja auch in stärkerem Maße bedarf. Inneres dünnwandiges Rindengewebe hatten nur *Echeveria* und vor allem *Bryophyllum*. An Inhaltsstoffen der Rinde sind zu erwähnen Kalkoxalatdrusen, Stärke und Gerbstoffe. Rindenständige Gefäßbündel habe ich nur bei *Echeveria* gefunden.

Überaus große Verschiedenheit waltet in der Ausbildung des Fibrovasalsystems der untersuchten Arten ob. Der Grund hierfür liegt aber jedenfalls in der mehr oder weniger starken Stammsukkulenz. Gemeinsam ist nur allen das Fehlen von Hartbast. Meistens sind die Gefäßbündel von kollenchymatischem Gewebe begleitet, wodurch das Phloem stark zusammengedrückt und auf wenige noch tätige Siebröhren reduziert wird. Letztere sind, wie dies bei den übrigen Sukkulenten auch meistens der Fall war, wegen ihrer Englumigkeit nur schwierig nachzuweisen. Einen kontinuierlichen, geschlossenen Holzprosenchymring fand ich nur bei *Sedum Trelcesii, Sempervivum Haworthii, Echeveria caruncukata* und *Bryophyllum crenatum*. Es sind dieses alles Arten mit relativ schwacher Stammsukkulenz. Die Holzringe der beiden erstgenannten Arten sind wesentlich verschieden. Das Xylem von *Echeveria* wird gebildet von primären Gefäßen und dem von jenen nach außen gelegenen geschlossenen Holzring, der keine Gefäße enthält und nur an wenigen Stellen von 1—2 reihigen Markstrahlen unterbrochen wird. Bei längerem Wachstum bildet aber die Pflanze einen restlos geschlossenen Holzring, so daß weder Gefäße noch Markstrahlen zu finden sind. *Semperv. Haworthii* zeigt die Eigentümlichkeit, daß in dem Holzring unverholztes, langgestrecktes Parenchym und einzelne Gefäße oder kleinere Gefäßgruppen auftreten. Außerdem liegt über dem Phloem noch eine zusammenhängende, kollenchymatische Schicht. Der Anordnung und auffallenden Größe der Gefäßbündel wegen ist noch *Sedum oxypetalum* charakteristisch. Neben dem relativ großen Leptom besteht das Hadrom aus außerordentlich zahlreichen Gefäßen. Dieselben sind spiralig verdickt. Durch engere oder breitere Markstrahlen werden die Bündel getrennt, so daß

bei der kreisförmigen Anordnung das einzelne Gefäßbündel keilförmige Gestalt erhält. Beachtenswert ist vielleicht ferner bei den *Crassula*-Arten die flach-ellipsoide Anordnung der Gefäßbündel trotz kreisförmigen Stammumrisses. Die größten Bündel liegen hier auf der Langseite der Ellipse. *Crassula portulacca* und *Crassula coccinea* haben stark fleischige Stengel, so daß, wie zu erwarten war, auch die Gefäßbündel klein, isoliert und ohne Begleitung festigender Elemente sind. Typische Unterschiede bieten in dieser Hinsicht auch die stamm- und blattsukkulente *Bryophyllum pinnatifidum* und die nur blattsukkulente *Bryophyllum crenatum*. Während letztere dickwandiges Grundgewebe und kontinuierlichen Holzring besitzt, hat *Bryophyllum pinnatifidum* dünnwandiges Grundgewebe und isolierte Gefäßbündel.

Der Markzylinder ist in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle kleiner als die Rinde. Die Zellwände sind wie die des Rindenparenchyms meistens verdickt. Dünnwandige Membranen hatte z. B. *Crassula portulacca*, wo auch eine Stärkeanhäufung im Mark zu beobachten war. Sonst bietet das Mark nichts Besonderes. (Siehe Tabelle Nr. 83—95.)

Was also die stamm- und blattsukkulenten Crassulaceen von den typischen Stammsukkulenten wesentlich unterscheidet, sind: die frühzeitige Anlage von Phellogen, die dickwandige, zum Teil kollenchymatische Zellwandbeschaffenheit der Rinde und des Markes und die relativ großen Gefäßbündel. Es liegt nun die Frage nahe, ob diese für die fleischigen Crassulaceen gefundenen anatomischen Eigenschaften bei anderen Familien mit Formen, die zugleich blatt- und stammsukkulent sind, dieselben sind und ob bei nur Blattsukkulenten diese Merkmale noch gesteigert werden. Die Beantwortung dieser Fragen geht aber zu weit über den Rahmen dieser Abhandlung hinaus und mag daher nur angeregt werden.

Was an stammsukkulenten Pflanzen aus noch anderen Familien als den schon besprochenen in unseren größeren Gewächshäusern gezogen wird, ist vorläufig noch ziemlich wenig. Es liegt dies teilweise begründet in der mühsamen Beschaffung derselben, vor allem aber in der Spärlichkeit des Vorkommens stammsukkulenter Formen in anderen Familien überhaupt. Ich muß mich deshalb darauf beschränken, nur noch wenige stammsukkulente Spezies aus verschiedenen Familien anzuführen.

Aus der Familie der Geraniaceen standen mir *Pelargonium tetragonium* und *Pelargonium echinatum* zur Verfügung. Die Gattung *Pelargonium* findet ihre hauptsächlichste Entwicklung in Südafrika und umfaßt ca. 175 Arten, darunter Kräuter und Holzgewächse.

Die anatomischen Verhältnisse bei *Pelargonium tetragonum* waren kurz folgende: Die Epidermisoberfläche ist fast eben. Die Außenwand der Epidermiszellen stark kutikularisiert und diese Kutikularisierung greift mit kleiner Spitze auf die Seitenwände über. Auf dem Querschnitt haben die Zellen die Gestalt

tangential gestreckter Rechtecke und gleichen so in der Form den darunter liegenden Hypodermazellen. Letztere zeigen keinerlei Verdickungen. Das schmale Rindenparenchym besitzt radial gestreckte, in radialen Reihen angeordnete, dünnwandige, stark chlorophyllhaltige Zellen. Nur die innersten Zellen haben mehr ovale Gestalt. An die deutlich sichtbare Endodermis schließt sich ein aus 2—3 Zellreihen bestehender, zusammenhängender Ring verholzter Parenchymzellen an. Dieser für einige Geraniaceen charakteristische extracambiale Festigungsring folgt den Umrissen des dreikantigen Stengels. In den Ecken des fast gleichseitigen Dreiecks und in der Mitte der Dreieckseiten liegen die größten Gefäßbündel und zwischen diesen gewöhnliches Markstrahlzellgewebe. Sie bestehen aus einem relativ großen Leptom, aus wenig Cambium und einigen, zu Gruppen vereinigten, Gefäßen. Das große, der Wasserspeicherung dienende Mark hat typische, sukkulente Beschaffenheit, d. h. also große, ovale, dünnwandige Zellen. Die Interzellularen sind bei *Pelarg. tetragonum* klein. Kalkoxalat in Drusen und kleinkörnige Stärke findet sich sowohl in der Rinde als auch im Mark.

An Stelle der Epidermis fand sich bei *Pelargonium echinatum* Kork. Das Rindenparenchym unterschied sich ebenfalls von *Pelarg. tetragonum* durch kleinere Zellen. Auffallend war die enorme Menge Kalkoxalat und Stärke, die sich auch im Mark vorfand. Die Gefäßbündel liegen isoliert, doch ziemlich dicht beisammen. Leptom und Cambium sind verhältnismäßig schwach ausgebildet. Das Xylem besteht aus zahlreichen, zum Teil einzelstehenden, zum Teil zu Gruppen vereinigten Gefäßen. Die Markzellen zeichnen sich nur durch ihre Größe vor denen des Rindenparenchyms aus.

Aus der Familie der Ampelidaceen möge *Vitis quadrangularis* und *Vitis pterophora* erwähnt werden. Bekanntlich besteht die Familie der Ampelidaceen, Vitaceen oder Weinrebengewächse hauptsächlich aus Klettersträuchern und wasserreichen, hochaufstrebenden Lianen und nur selten aus aufrechten Sträuchern oder niederen Bäumen. Durch dicke, fleischige, weiche Stengel sind besonders die echten Urwaldlianen ausgezeichnet. Hierher gehört vor allem die tropische Gattung *Cissus* mit über 250 Arten. Die vorliegenden beiden *Vitis*-Spezies fand ich im Gewächshaus des Frankfurter Palmengartens als mehrere Meter lange Stengel, kletternd angebunden. Der Stamm zeigt an den Knoten deutliche Einschnürungen und die dazwischenliegenden, langgestreckten Internodien sind vierkantig und von grüner Farbe. Die Kanten des Stengels sind bei *Vitis pterophora* in lange Flügel ausgezogen, außerdem besitzt diese Art zahlreiche Drüsenhaare.

Bei beiden Spezies ist die Epidermis erhalten. *Vitis quadrangularis* hat eine ebene, aus flach-rechteckigen Zellen bestehende Epidermis, deren Außenwand stark kutikularisiert ist. An sie schließt sich ohne Hypoderma das großzellige, dünnwandige, stark chlorophyllhaltige Rindenparenchym an. *Vitis pterophera*

besitzt eine allseits dünnwandige, wellige Epidermis, auf die ein mehrschichtiges, kollenchymatisches Hypoderma folgt. Letzteres geht allmählich in typisches sukkulentes Rindengewebe über. Die kollenchymatische Verdickung des Hypodermas setzt sich nicht in die flügelartigen Fortsätze des Stengels fort, sondern bricht hier ab und bildet, auf dem Querschnitt betrachtet, vor jedem Eingang der vier Flügel eine mächtige, kollenchymatische Platte. Die bei *Vitis pterophora* erwähnten Drüsenhaare besitzen einen aus mehreren Zellreihen bestehenden Stiel, der an der Spitze ein kugelförmiges Köpfchen trägt. Letzteres enthält ein bräunliches Sekret.

Die Gefäßbündel liegen bei *V. quadrangularis* typisch isoliert. Charakteristisch ist ihre Anordnung insofern, als in den Ecken des vierkantigen Stengels stets je drei Gefäßbündel in symmetrischer Lage zum Umriß liegen, wie es auch auf dem Querschnittsbild angedeutet ist. Das einzelne Gefäßbündel besteht aus einer über dem Leptom liegenden mächtigen Fasergruppe, aus wenigen Siebelementen und einem schwachen Cambium und aus einigen großlumigen Gefäßen, die in Holzprosenchym eingeschlossen sind. Der große Markzylinder gibt der Pflanze den richtigen Typus einer Stammsukkulenten, wozu dann auch noch die in Mark und Rinde vorkommenden Schleimzellen und Kalkoxalatdrusen gehören. Das Fibrovasalsystem bei *V. pterophera* ist etwas komplizierter gebaut und entspricht mehr dem einer eigentlichen Kletterpflanze. Da *Vitis pterophora* grüne Blätter besitzt, ist sie auch anatomisch nicht mehr typisch stammsukkulent gebaut. Der Holzkörper besteht hier aus einem geschlossenen Holzprosenchymring, zu dessen beiden Seiten Gefäße liegen. Diese Anordnung kommt dadurch zustande (31), daß jedes Bündel mit 2—3 radial hintereinanderliegenden Primärgefäßen beginnt und dann durch das ringsum geschlossene Cambium 4—6 Schichten Holzprosenchym gebildet werden, die natürlich ebenfalls einen geschlossenen Ring darstellen, der alle Bündel vereinigt. In der Folge werden dann wieder nach innen die weitlumigen Gefäße, nach außen Leptom erzeugt. Über jedem Leptomteil liegt eine verholzte Sklerenchymgruppe. Der Markkörper entspricht im wesentlichen dem von *V. quadrangularis*. Was die Weite der Gefäße bei den Ampelidaceen angeht, so möchte ich noch bemerken, daß sie darin von keiner Familie übertroffen werden (10) und daß schon makroskopisch auf Stengelquerschnitten diese Weitlumigkeit in die Augen fällt.

Als letzte und einzige mir zugängliche stammsukkulente Form aus der Familie der Portulacaceen kann ich noch *Portulacaria afra* anführen. *Portulacaria afra,* der Speckbaum genannt, ist ein charakteristisches Gewächs der kleinen Karroo mit fleischigen, gegenständigen, verkehrt-eiförmigen Blättern und einem ziemlich saftreichen, abgerundeten Stamm. Die Epidermis bei dem vorliegenden Exemplar war schon durch Kork ersetzt. Das Rindengewebe bestand aus unregelmäßig gestalteten, großen, abgerundeten oder polygonalen Zellen. Charakteristisch sind die großen Schleimzellen, die, auf dem Längsschnitt betrachtet, reihenförmig über-

einander liegen. Die Gefäßbündel sind durch breite unverholzte Markstrahlen voneinander getrennt. Das Leptom wie das Cambium sind relativ klein. Die zahlreichen Gefäße liegen in einfach getüpfeltem, verholztem Holzprosenchym. Das Gewebe des Markes besitzt ebenfalls dünnwandige, etwas größere Zellen als die Rinde. Kalkoxalat wurde in Form von Drüsen beobachtet. (Siehe Tabelle Nr. 96—100.)

Zusammenfassung der Resultate.

Wie schon innerhalb der Familien eine teils gleichartige, teils verschiedene Ausbildung der Gewebe bei den einzelnen sukkulenten Arten nachgewiesen werden konnte, so finden wir bei einer Vergleichung der Familien unter sich dasselbe Verhalten.

Durchaus verschieden ist z. B. die Epidermis. Ich erinnere nur an die mehr oder weniger stark gewellte und stark kutikularisierte Oberhaut der Kakteen, an die meist eben ausgebildete der Euphorbiaceen oder an die flache und stark kutikularisierte der sukkulenten Kompositen.

Noch größere Mannigfaltigkeit zeigen die Familien hinsichtlich der Beschaffenheit des Hypodermas. Von stark sklerenchymatischer Ausbildung (Cactaceen) bis zu gänzlich unverdickten Hypodermazellen (Euphorbiaceen, Asclepiadaceen) sind durch stärkere oder schwächere kollenchymatische Verdickungen (Compositen, Vitaceen) alle Übergänge vorhanden. Ebenso ist das Hypoderma bei den einen größtenteils mehrschichtig (Cactaceen, Vitaceen, Compositen), bei den anderen nur einschichtig (Euphorbiaceen, Asclepiadaceen, Crassulaceen).

Außerdem ist die Massenverteilung von Rinde und Mark bei den einzelnen Familien nicht einheitlich. Es hängt dies damit zusammen, welches Gewebe die betreffende Pflanze als wasserspeicherndes Organ ausbildet. So bevorzugen die Cacteen und Crassulaceen meistenteils die Rinde als Wasserspeicher, die Euphorbiaceen, Asclepiadaceen und Compositen dagegen das Mark. Wie diese Verhältnisse im einzelnen sind, mag aus den Tabellen und Tafeln ersehen werden.

Festigende Elemente, wie Holzprosenchym und Bastfasern, sind im allgemeinen selten und fehlen in allen Familien größtenteils den Arten, die einen ausgesprochenen sukkulenten Charakter tragen. Doch sehen wir auch in den verdickten Milchröhren der Euphorbien und in dem sklerenchymatischen Hypoderma der aufrechten *Cereus*-Arten der Festigung dienende Elemente. Wo größere mechanische Anforderungen an die Pflanze gestellt werden, wie vorzugsweise bei hängenden oder kletternden Gewächsen, treten dann allerdings die festigenden Elemente neben stark sukkulenter Ausbildung in recht beträchtlicher Stärke auf (Cactaceen, Euphorbiaceen, Vitaceen).

Deutlicher als durch das Vorkommen von Stereiden unterscheiden sich die Arten der einen Familie von denen der anderen durch das Vorhandensein spezieller Merkmale, wie z. B. Sekretgänge (nur bei Compositen) oder diaphragmatisches Mark (nur bei Euphorbiaceen). Makroskopisch zu erkennende Unterschiede sind bei den einzelnen Familien schon durch das Vorkommen von Schleimzellen (Cactaceen, Ampelideen) oder Milchröhren (Euphorbiaceen, Asclepiadaceen) vorhanden. Auch das Vorkommen von Stärke und Kalkoxalat ist an bestimmte Arten gebunden. Zwar lassen sich die letztgenannten Stoffe in der stark überwiegenden Mehrzahl der Fälle nachweisen. Aber auch das Fehlen von Kalkoxalat bei einigen stammsukkulenten Asclepiadaceen z. B. deutet darauf hin, daß es sich bei dem Vorkommen von Milchröhren, Stärke oder Kalkoxalat bei den betreffenden Familien und Spezies nicht um eine Anpassung an den Xerophytismus handelt.

Übereinstimmend sind aber alle Familien mit blattlosen, sukkulenten Arten in einer enormen Entwicklung von Grundgewebe, das aus rundlichen, dünnwandigen Zellen besteht. Diese schließen ziemlich dicht aneinander, so daß nur drei- oder viereckige Interzellularen zwischen ihnen entstehen. In bezug auf diese Interzellularräume möchte ich für die Gesamtheit aller untersuchten Arten folgendes erwähnen: Bei allen Sukkulenten bilden die Interzellularräume in Rinde und Mark auf Quer- und Längsschnitten dreieckige oder viereckige Räume. Die Größe dieser Räume kann bei den einzelnen Arten, ja selbst im Stamm derselben Art verschieden sein. Die beobachteten Verhältnisse waren meistens so, daß Pflanzen mit stark ausgeprägtem Hautgewebe größere Interzellularen besaßen, als solche mit schwach ausgebildetem. Es wäre eine solche Verteilung für die Pflanze auch zweckmäßig, da große Interzellularen eine stärkere Transpiration zulassen als kleinere Zwischenzellräume es tun. Die zu erwartende stärkere Transpiration wird aber bei ersteren durch ein gut ausgebildetes Hautsystem wieder vermindert und so vielleicht der Transpiration bei Pflanzen mit kleinen Interzellularen und schwachem Hautgewebe gleichkommen. Bei der starken Transpiration dürfte diese Ausbildung des Interzellularsystems für alle Sukkulenten von größter Wichtigkeit sein. Nirgends habe ich gefunden, daß die Interzellularen sich zu größeren Luftkanälen aneinanderschließen, wie es z. B. bei Bewohnern feuchter Standorte oder gar an Wasserpflanzen in mehr oder weniger starkem Maße typisch ist.

Ferner stimmen die erwähnten Familien überein in der langen Erhaltung der Epidermis. Diese Tatsache ist in erster Linie begründet in der Verminderung der Transpiration, die ihrerseits einen trägeren Stoffwechsel zur Folge hat und dadurch auch ein langsames Wachstum der Pflanze bedingt. Dieses allen Sukkulenten zukommende langsame Wachsen ermöglicht die lange Erhaltung der Epidermis, was für die Saftpflanzen ebenfalls von größter Bedeutung ist. Denn die Stammsukkulenten sind durch den Mangel oder das Fehlen grüner Blätter gezwungen, die Assimi-

lation durch den Stamm zu besorgen. Sie können aber nur assimilieren, wenn Licht, Luft und Wärme das chlorophyllhaltige Rindengewebe leicht erreichen können. Diese Durchdringlichkeit für die erforderlichen Assimilationsfaktoren besitzt die Epidermis trotz häufig auftretender starker Kutikularisierung und relativ geringer Spaltöffnungszahl in genügendem Maße, während ein Korkmantel das Innere des Stammes fast hermetisch gegen alle äußeren Einwirkungen abschließen würde und die Pflanze dann gewissermaßen verhungern müßte. Daher finden wir bei den Crassulaceen, die dicke, grüne Blätter besitzen, den saftreichen Stengel mit einem Korkmantel versehen und die Assimilation nur auf die Blätter übertragen.

Eine weitere Übereinstimmung finden wir dann noch in den isolierten, kleinen Gefäßbündeln. Der überaus große Wasserreichtum der Rinde und des Markes läßt begreiflicherweise eine reichliche Zuleitung von Konstitutionswasser fast überflüssig erscheinen und für den Aufstieg des Nährwassers werden die wenigen Gefäße oder Tracheïden genügen. Wir finden deshalb zum Abtransport der Assimilationsprodukte das Leptom bei allen Stammsukkulenten relativ stark ausgebildet, im Gegensatz zu dem oft nur aus wenigen Gefäßen bestehenden Hadrom.

Was demnach die Stammsukkulenten charakterisiert, sind morphologische und anatomische Eigentümlichkeiten, die in erster Linie durch Anpassung hervorgerufen worden sind. Es gehören hierher, wie schon erwähnt, in morphologischer Hinsicht vor allem der von normalen Angiospermen-Pflanzen so stark abweichende Habitus, der sich ausprägt in den grünen, weichen und so verschieden gestalteten, wenig verzweigten Stämmen und in dem Fehlen gewöhnlicher Laubblätter; ferner in anatomischer Hinsicht die starke Entwicklung von Grundgewebe, die lange Erhaltung der Epidermis und die kleinen, isolierten Gefäßbündel. Hinter diesen Anpassungserscheinungen treten weit zurück die auf phylogenetischer Basis ruhenden Unterschiede, wie bikollaterale Gefäßbündel, ungegliederte Milchröhren und Sekretgänge.

Vorstehende Arbeit wurde im Botanischen Institut der Universität zu Frankfurt a. M. ausgeführt.

Es ist mir ein Bedürfnis, meinem verehrten Lehrer Herrn Geheimer Regierungsrat Professor Dr. Möbius für die Anregung zu dieser Arbeit und für die mir bei ihrer Ausführung erteilten Ratschläge meinen aufrichtigen Dank auszusprechen.

Literaturnachweis.

(1) Arnhaus, Über die Biologie der Sukkulenten. Neudamm (J. Neumann) 1916.

(2) Becker, Vergleichende Anatomie der Portulacaceae. [Diss.] Erlangen 1895.

(3) Benecke, Die Nebenzellen der Spaltöffnungen. (Bot. Ztg. 1892.)

(4) Berger, Sukkulente Euphorbien. Ulm. 1907.

(5) Bukvic, Die thylloiden Verstopfungen der Spaltöffnungen und ihre Beziehung zur Korkbildung bei den Cactaceen. (Österreich. botan. Zeitschrift. LXII.)

(6) de Candolle, Plantarum succulentarum historia. Tome I. 1837.

(7) Coville and Macdougal, Desert Botanical Laboratory of the Carnegie Institution. Washington 1903. (Carnegie Institution of Washington Publ. Nr. 6.)

(8) Dinter, Neue und wenig bekannte Pflanzen Deutsch-Südwest-Afrikas unter besonderer Berücksichtigung der Sukkulenten. Okahandja 1914.

(9) Dommel, Über Spaltöffnungen der Gattung Euphorbia. (Berichte der deutschen Bot. Gesellsch. Bd. XXVIII.) 1910. Heft 3.

(10) Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien usw. 1894—97.

(11) Engelmann, Cactaceae of the Boundary. Washington 1846.

(12) Ganong, Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Biologie der Cacteen. [Diss.] München 1894.

(13) Gaucher, Recherches anatomiques sur les Euphorb. (Ann. sc. nat. Sér. 8. Tome XV. 1902.)

(14) Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen. I. Teil. 1889.

(15) Haberlandt, 1. Zur physiolog. Anatomie der Milchröhren. (Sitzungsberichte der k. u. k. Akad. d. W. Wien. Bd. 87.)

— 2. Physiologische Pflanzenanatomie. 1918.

(16) Holtermann, Der Einfluß des Klimas auf den Bau der Pflanzengewebe. 1907.

(17) Kamerling, Welche Pflanzen sollen wir Xerophyten nennen? (Flora. CVI. 1914.)

(18) Karsten und Schenck, Vegetationsbilder. Heft 8. 1903; Heft 7. 1907. Heft 3/4. 1916.

(19) Kerner Hansen, Pflanzenleben. Leipzig. 1913.

(20) Kniep, Die Bedeutung des Milchsaftes der Pflanzen. (Flora. 94. 1905.)

(21) Lauterbach, Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Sekretbehälter bei den Cacteen, unter Berücksichtigung der allgemeinen anatomischen Verhältnisse der letzteren. (Bot. Centralbl. Bd. XXXVII. 1889.)

(22) Marloth, Wissenschaftliche Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Expedition. (1898—1899) Bd. II. Teil. 3.

(23) Michaelis, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Gattungen Echinocactus, Mamillaria und Anthaloma. [Diss.] Erlang. 1896.

(24) Müller, Anatomie holz- und sukkulenter Compositen. [Diss.] Göttingen 1893.

(25) Nommeusen, Beiträge zur Kenntnis der Anatomie der Cacteen, insbesondere ihres Hautgewebes. [Diss.] Kiel 1910.

(26) Pax, Anatomie der Euphorbiaceen usw. (Engler Bot. Jahrb. Bd. V. 1884.)
(27) Schleiden, Anatomie der Cacteen. Petersburg. 1839.
(28) Schneider, Illustr. Handwörterbuch der Botanik. 1917.
(29) Schumann, Beitrag zur Anatomie des Compositenstengels. (Bot. Centralbl. 1890.)
(31) Solereder, Anatomie der Dicotyledonen. Ergsbd. 1899, u. 1908.
(32) Stade, Beiträge zur Kenntnis des Hautgewebes von Euphorbia. [Diss.] Kiel 1911.
(33) Straßburger, Lehrbuch der Botanik. Jena. 1917. 13. Aufl.
(34) Trécul, Sur les laticifères et les fibres du liber ramifiées dans les Euphorbes. (Compt. rend. LX. Paris 1865.)
(35) Treiber, Über den anatomischen Bau des Stammes der Asclepiadaceen. (Bot. Centralbl. XLVIII. 1891.)
(36) Trumpke, Beiträge zur Anatomie sukkulenter Euphorbien. Breslau 1914.
(37) Volkens, Flora der Lybischen Wüste. 1887.
(38) Warming, Lehrbuch der ökolog. Pflanzengeographie. Berlin. 1918.
(39) Warming-Möbius, Handbuch der systemat. Botanik. Berlin. 1911.

Tafelerklärung.

Tafel XXI.

Fig. **1.** Querschnitt durch Epidermis und Hypoderma von *Cereus azureus.*
„ **2.** „ „ „ „ „ „ *Rhipsalis dissimilis.*
„ **3.** Längsschnitt „ „ „ „ „ *Cereus azureus.*
„ **4.** Flächenschnitt durch die Epidermis von *Cereus azureus.*

Tafel XXII.

Fig. **5.** Flächenschnitt durch das Hypoderma von *Cereus azureus.*
„ **6.** Längsschnitt durch Epidermis und Hypoderma von *Rhipsalis dissimilis.*
„ **7.** Flächenschnitt durch die Epidermis von *Rhipsalis dissimilis.*
„ **8.** „ „ das Hypoderma „ „ „
„ **9.** Querschnitt durch die Epidermis von *Euphorbia pendula.*

Tafel XXIII.

Topographische Querschnittsbilder:

1. *Cereus azureus.*
2. „ *flagelliformis.*
3. *Rhipsalis virgata.*
4. *Peireskia Godseffiana.*
5. *Euphorbia pendulu.*
6. „ *caput medusae.*
7. „ *abessynica.*
8. „ *Esula.*

Tafel XXIV.

Topographische Querschnittsbilder:

9. *Stapelia multiflora.*
10. *Ceropegia dichotoma.*
11. *Kleinia neriifolia.*
12. *Senecio ficoides.*
13. *Sempervivum Haworthii.*
14. *Cotyledon orbiculata.*
15. *Crassula portulacca.*
16. *Pelargonium echinatum.*
17. *Vitis quadrangularis.*

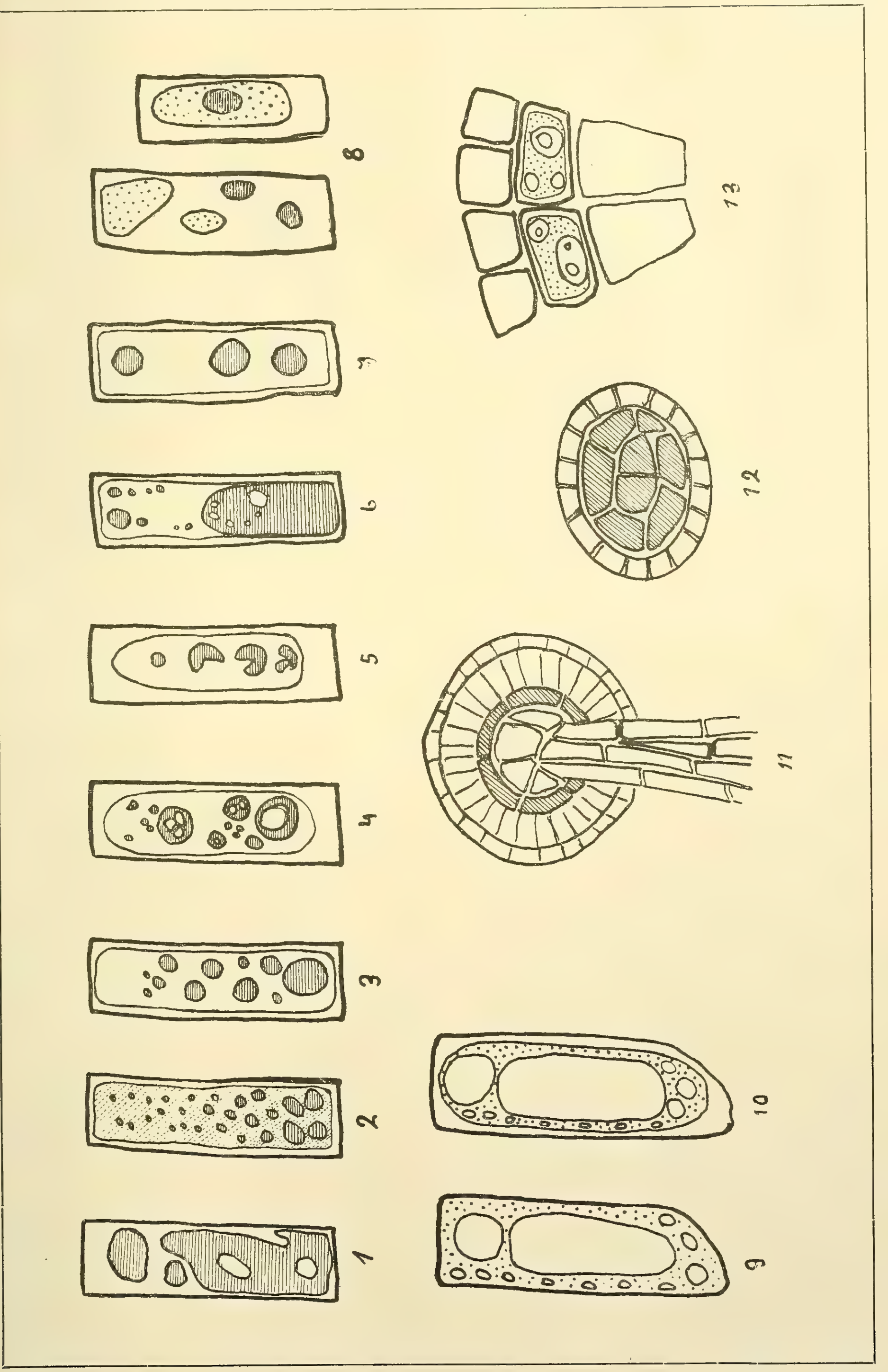
Tabelle.

Nr.	Species	Epidermis	Hypoderma	Rinde	Rinde Z. V.	Gefäßbündel	Gefäßbündel Größe in μ	Sklerenchymat. Elemente	Mark	Mark Z. V.
1	*Cereus azureus*	fast eben	mehrschichtig und stark verdickt	Assimilations- und gewöhnl. Rindengewebe, rindenständige Gefäßbündel	2,1/1,5	einzelstehend	200	nicht vorhanden	dem inneren Gewebe der Rinde ähnliches Parenchym	2,1/0,8
2	,, *heptagonus*	schwach wellig			2,3/1,4		520	wenig ,,		2,3/0,8
3	,, *alamosensis*	,, ,,			2,7/1,6		300	nicht ,,		2,7/0,9
4	,, *peruvianus*	fast eben			2,1/1,2		90	,, ,,		2,1/0,9
5	,, *Baumannii*	wellig			1,25/0,7		400	vorhanden		1,25/0,4
6	*Cereus flagelliformis*	schwach wellig	mehrschichtig, verdickt	locker, großzellige rindenständige Gefäßbündel	0,65/0,6	einzeln	130	vorhanden	fast polyedrische fest zusammenstoßende Zellen	0,65/0,075
7	,, *rostratus*	,, ,,			0,95/0,6	einzeln teilw. verbunden	135			0,9/0,17
8	,, *grandiflorus*	papillenartig vorgew.			1,5/1,0	einzeln	450			1,5/0,18
9	,, *triangularis*	wellig			1,7/1,3	zusammenh.	450			1,7/0,3
10	,, *spinulosus*	,,			1,3/0,8	einzeln	360			1,3/0,27
11	*Rhipsalis trigona*	stark wellig	deutlich, ohne Verdickung. (Nur *Rhipsalis dissimilis* und *Lepismium commune* zeigen schwache Verdickung.)	locker, rindenständige Gefäßbündel	0,9/0,75	einzeln	135	vorhanden	festes Zellgefüge	0,9/0,075
12	,, *rhombea*	,, ,,			1,7/1,55	,,	210			1,7/0,1
13	,, *pachyptera*	wellig			3,9/3,6	,,	150			3,9/0,1
14	,, *chloroptera*	schwach wellig			3,4/3,15	einzeln (doch eng zus.)	300			3,4/0,18
15	,, *ramullosa*	stark wellig			0,22/0,11	zusammenh.	240			0,22/0,06
16	,, *virgata*	,, ,,			0,22/0,125	teilw. ,,	225			0,22/0,04
17	,, *zanzibarica*	,, ,,			0,21/0,17	zusammenh.	300			0,21/0,027
18	,, *dissimilis*	,, ,,			0,55/0,4	teilw. ,,	150			0,55/0,1
19	,, *salicornioides*	,, ,,			0,37/0,28	einzeln	210			0,37/0,025
20	*Lepismium commune*	,, ,,			1,1/1,0	zusammenh.	225			1,1/0,05
21	*Epiphyllum hybridum*	schwach wellig			1,4/1,25	einzeln	300	nicht vorhanden		1,4/0,05
22	,, *delicatum*	,, ,,			1,3/1,0	,,	140	,, ,,		1,3/0,05
23	*Phyllocactus Guideneyi*	,, ,,			4,9/4,55	zusammenh.	750	vorhanden		4,9/0,1

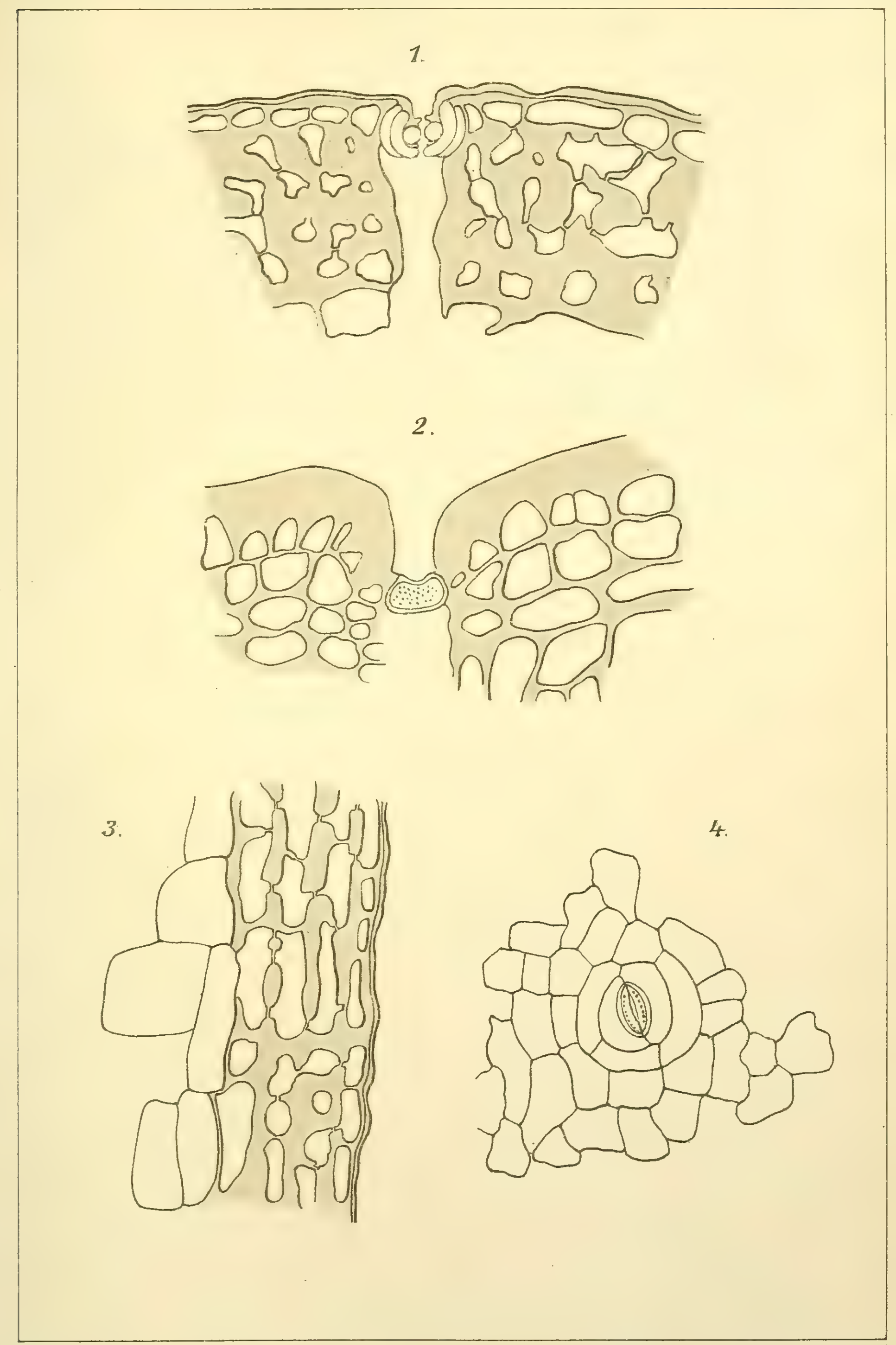
Nr.	Species	Epidermis	Hypoderma	Rinde	Rinde Z. V.	Gefäßbündel	Gefäßbündel Größe in μ	Sklerenchymat. Elemente	Mark	Mark Z. V.
24	*Mamillaria pusilla*	dünnwandig,		locker,	0,9/0,6		900			0,9/0,16
25	„ *glochidiata*	fast eben	deutlich,	rinden-	2,5/1,6	einzeln	270	fehlen	locker	2,5/0,65
26	„ *Wildii*		unverdickt	ständiges	2,0/0,8		2000			2,0/0,8
27	„ *elongata*	größtenteils Kork		Gefäßbündel	1,3/1,1		220			1,3/0,25
28	*Opuntia diademata*	wellig			1,7/0,6		550			1,7/0,8
29	„ *imbricata*	wenig wellig		Assimilations-	1,4/0,32		400			1,4/0,9
30	„ *Alcahes*	wellig	mehrschichtig,	und	2,2/0,55	einzeln	650	fehlen	locker	2,2/1,75
31	„ *subulata*	„	verdickt	gewöhnliches	1,2/0,6		210			1,2/0,7
32	„ *Lemaireana*	„		Rindengewebe	4,4/0,3		400			4,4/4,0
33	„ *maculacantha*	wellig z.T. papillartig			1,6/0,18		300			1,6/1,4
				überwiegend						
34	*Peireskia aculeata*			gewöhnliches	1,0/0,4		660			1,4/0,45
35	„ *Godseffiana*		zweischichtig,	Rindenparen-	0,4/0,16	zusammen-	750		relativ locker,	0,4/0,08
36	„ (species?) mehrjährig	Kork	schwach	chym, rinden-	0,8/0,24	hängend	2000	vorhanden	Stärke-	0,8/0,1
	„ „ einjährig		verdickt	ständige	0,75/0,2		160		anhäufung	0,75/0,5
				Fasergruppen						
37	*Euphorbia pendula*	wellig			0,57/0,32		250			0,57/0,19
38	„ *piscatoria*	schwach wellig			0,4/0,18		200			0,4/0,2
39	„ *regis Yubae*	wellig			0,7/0,2	zusammen-	300	vorhanden		0,7/0,4
40	„ *mauritanica*	stark wellig			0,65/0,3	hängend	300			0,65/0,3
41	„ *aphylla*	wellig		gewöhnliches	0,65/0,23		270			0,65/0,4
42	„ *grandidens*	schwach wellig		Rinden-	1,15/0,65		350			1,15/0,35
43	„ *canariensis*	„ „	einschichtig,	parenchym,	1,8/0,6		250	fehlen	großzellig,	1,8/1,2
44	„ *xylophylloides*	„ „	dünnwandig	rinden-	0,8/0,3	fast	135		locker	0,8/0,5
45	„ *lactaea*	wellig		ständiges	1,2/0,3	zusammen-	130	vorhanden		1,2/0,8
46	„ *parvimannia*	fast eben		Gefäßbündel	1,05/0,5	hängend	400			1,05/0,45
47	„ *Caput Medusae*	„ „			0,5/0,35		220			0,5/0,15
48	„ *splendens*	Kork			0,62/0,4		150	fehlen		0,62/0,18
49	„ *Echinus*	fast eben			2,1/0,70	einzeln	120			2,1/1,2
50	„ *grandicornis*	schwach wellig			1,35/0,44		200			1,35/0,7

Nr.	Species	Epidermis	Hypoderma	Rinde	Rinde Z. V.	Gefäßbündel	Gefäßbündel Größe in μ	Sklerenchymat. Elemente	Mark	Mark Z. V.
51	*Euphorbia Hermentiana*	eben			1,6/0,8		280			1,6/0,8
52	,, *resinifera*	schwach wellig			1,8/0,7		160			1,8/1,0
53	,, *officinalis*	eben			2,0/1,0		90			2,0/1,0
54	,, *neriifolia*	fast eben			1,2/0,4		250			1,2/0,4
55	,, *mamillaris*	,, ,,		gewöhnliches	1,3/0,55		125	fehlen		1,3/0,75
56	,, *polygona*	,, ,,		Rinden-	2,3/1,65		450			2,3/0,68
57	,, *virosa*	wellig		parenchym,	3,1/0,9	einzeln	200		großzellig,	3,1/2,2
58	,, *Ledicuii*	schwach wellig	einschichtig,	rinden-	1,4/0,4		100		locker	1,5/0,9
59	,, *globosa*	eben	dünnwandig	ständiges	0,98/0,4		360			0,98/0,5
60	,, *aleicornis*	fast eben		Gefäßbündel	1,45/0,95		160	schwach vorh.		1,45/0,35
61	,, *abessynica*	wellig			s. Quer-schnittbild		160	fehlen		s. Quer-schnittbild
62	*Synadenium Grantii*	fast eben			0,9/0,4	zusammenh.	380	,,		0,9/0,48
63	*Pedilanthus aphyllus*	wellig		und Assimilat. gew.	0,4/0,22	,,	850	vorhanden		0,4/0,08
64	*Euphorbia Esula*	schwach wellig	deutl. verdickt	kleinzellig	0,45/0,14		320		kleinzellig	0,45/0,3
65	,, *verrucosa*	,, ,,	,, ,,	,,	0,2/0,08	zusammen-	420		z. T. 66+67	0,2/0,12
66	,, *macrorhiza*	flach	mehrschicht. ,,	kleinzellig z. T. schwammparen.	0,9/0,13	hängend	500	vorhanden	nur Schwamm-	0,9/0,65
67	,, *palustris*	,,	,, ,,	schwammparen.	1,15/0,14		600		parench.-artig	1,15/0,9
68	*Ceropegia Sandersonii*	stark wellig, papillös		dünnwandige,	0,5/0,36	zusammenh.	225			0,5/0,15
69	,, *dichotoma*	flach		dem sukku-	1,0/0,25	einzeln, doch eng	220	vorhanden		1,0/0,7
70	*Sarcostemna viminale*	stark wellig		lenten inneren	0,5/0,36	zusammenh.	270			0,5/0,15
71	*Heurnia Schneideriana*	eben		Rinden-	1,3/0,4		150			1,3/0,9
72	*Stapelia conspurcata*	Haare vorhanden	einschichtig,	parenchym	1,3/0,4		250		großzellig,	1,3/0,75
73	,, *hirsuta*	flach	dünnwandig	entsprechende	1,1/0,28	einzeln	220	schwach	locker	1,1/0,8
74	,, *multiflora*	wellig		Zellen	0,7/0,3		200	vorhanden		0,7/0,35
75	,, *grandiflora*	Haare vorhanden			0,6/0,2		220			0,6/0,4
76	,, *tsomoënsis*	schwach wellig			1,5/0,5		250			1,5/0,9

Nr.	Species	Epidermis	Hypoderma	Rinde	Rinde Z. V.	Gefäßbündel	Größe in μ	Sklerenchymat. Elemente	Mark	Mark Z. V.
77	*Kleinia neriifolia*	flach		äußere Rinde	1,1/0,3	einzeln	310	fehlen		1,1/0,75
78	„ *articulata*	„		z.T.dickwandig	0,6/0,18	„	360	„		0,6/0,38
79	„ *Anteuphorbium*	„	zweischichtig	innere mit	1,2/0,4	„	630		locker,	1,2/0,75
80	„ *Haworthii*	Kork	verdickt	gewöhnlichem	0,35/0,15	zusammenh.	360		großzellig	0,35/0,17
81	*Senecio usambarensis*	flach		Parenchym	0,4/0,17	einzeln	225	vorhanden		0,4/0,22
82	„ *ficoides*	„			0,7/0,3	„	225			0,7/0,4
83	*Sedum oxypetalum*				0,65/0,4	einzeln	1000	fehlen	dickwandig	0,65/0,4
84	„ *Treleesii*				0,35/0,2	zusammenh.	350	vorhanden	„	0,35/0,1
85	*Sempervivium Haworthii*	durch Kork ersetzt			0,35/0,2	„	300	„	„	0,35/0,1
86	*Cotyledon orbiculata*			mit Ausnahme	0,5/0,25	einzeln	400	fehlen	„	0,5/0,23
87	„ *tricusspidata*			von	0,5/0,22	„	320	„	„	0,5/0,28
88	*Echeveria carunculata*	schwach wellig	collenchymat.	*Bryophyllum*	1,15/0,3	„	200	vorhanden	schwach „	1,15/0,8
89	*Pachyphytum contractum*	durch Kork ersetzt		*pinatum*	0,6/0,4	„	240		„ „	0,6/0,18
90	*Bryophyllum pinatum*	papillös	collenchymat.	dickwandiges	2,3/0,5	„	500		dünnwandig	2,3/1,5
91	„ *crenatum*	teils flach, teils Kork		Zellgewebe	0,4/0,09	zusammenh.	240		dickwandig	0,4/0,27
92	*Crassula coccinea*				0,55/0,4	einzeln	400	fehlen	„	0,55/0,08
93	„ *portulacca*	durch Kork ersetzt			0,6/0,5	„	100		„	0,6/0,1
94	*Styllophyllum Hassei*				1,4/1,0	„	160		„	1,4/0,4
95	*Rochea versicolor*				0,5/0,2	„	300		„	0,5/0,28
96	*Pelargonium echinatum*	Kork	—		0,9/0,3	einzeln	315	vorhanden		0,9/0,5
97	„ *tetragonum*	flach	dünnwandig		0,53/0,08	zusammenh.	150	fehlen	große,	0,53/0,44
98	*Vitis quadrangularis*	eben	fehlt	dünnwandig	1,1/0,25	einzeln	500	vorhanden	dünnwandige	1,1/0,8
99	„ *pterophora*	wellig, Haare	collenchymat.		0,6/0,25	zusammenh.	350	„	Zellen	0,6/0,35
100	*Portulacaria afra*	Kork	—		0,6/0,22	einzeln	750	fehlen		0,6/0,3


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13

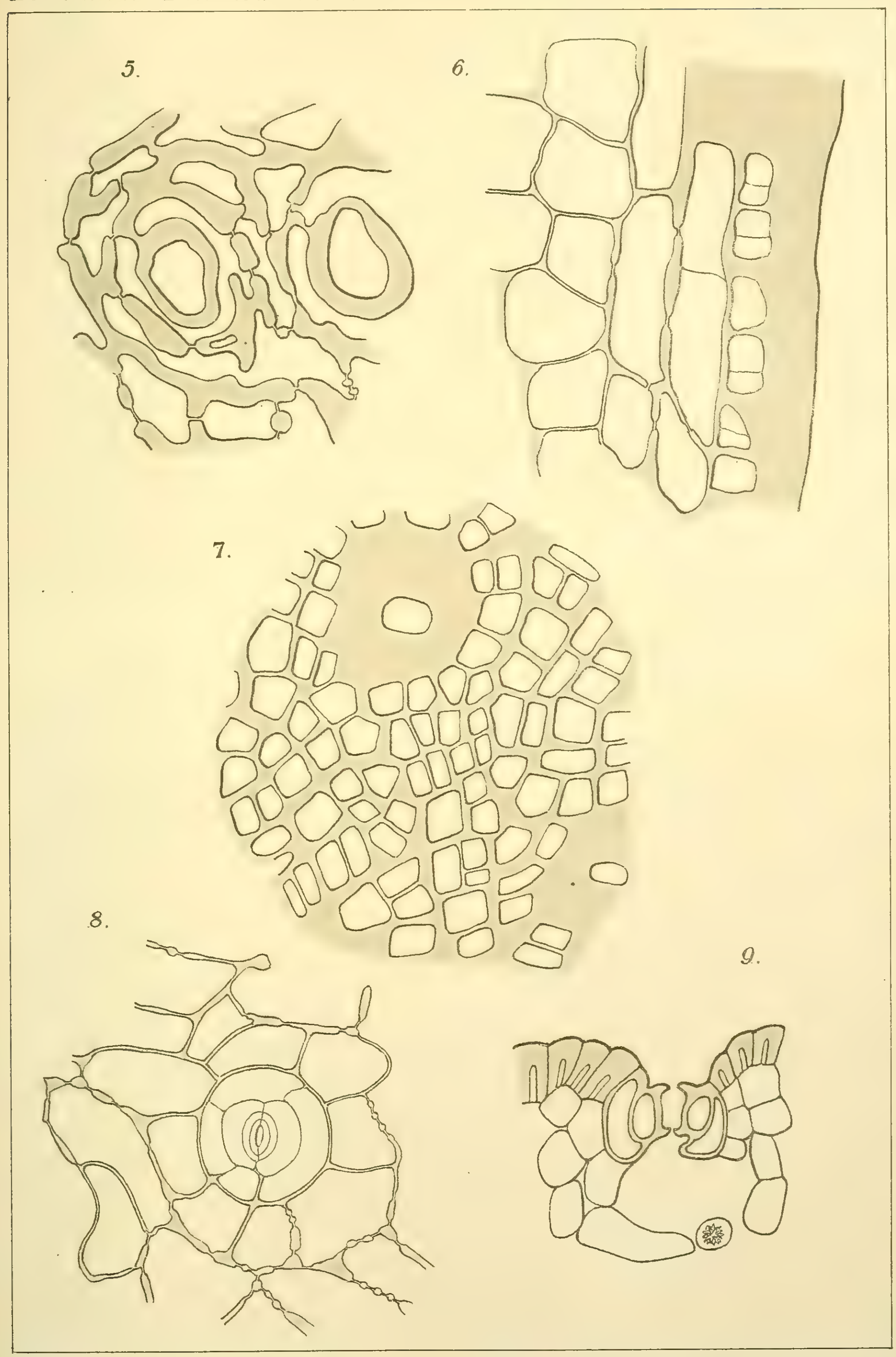




Boosfeld gez.

Verlag von C. Heinrich, Dresden N.

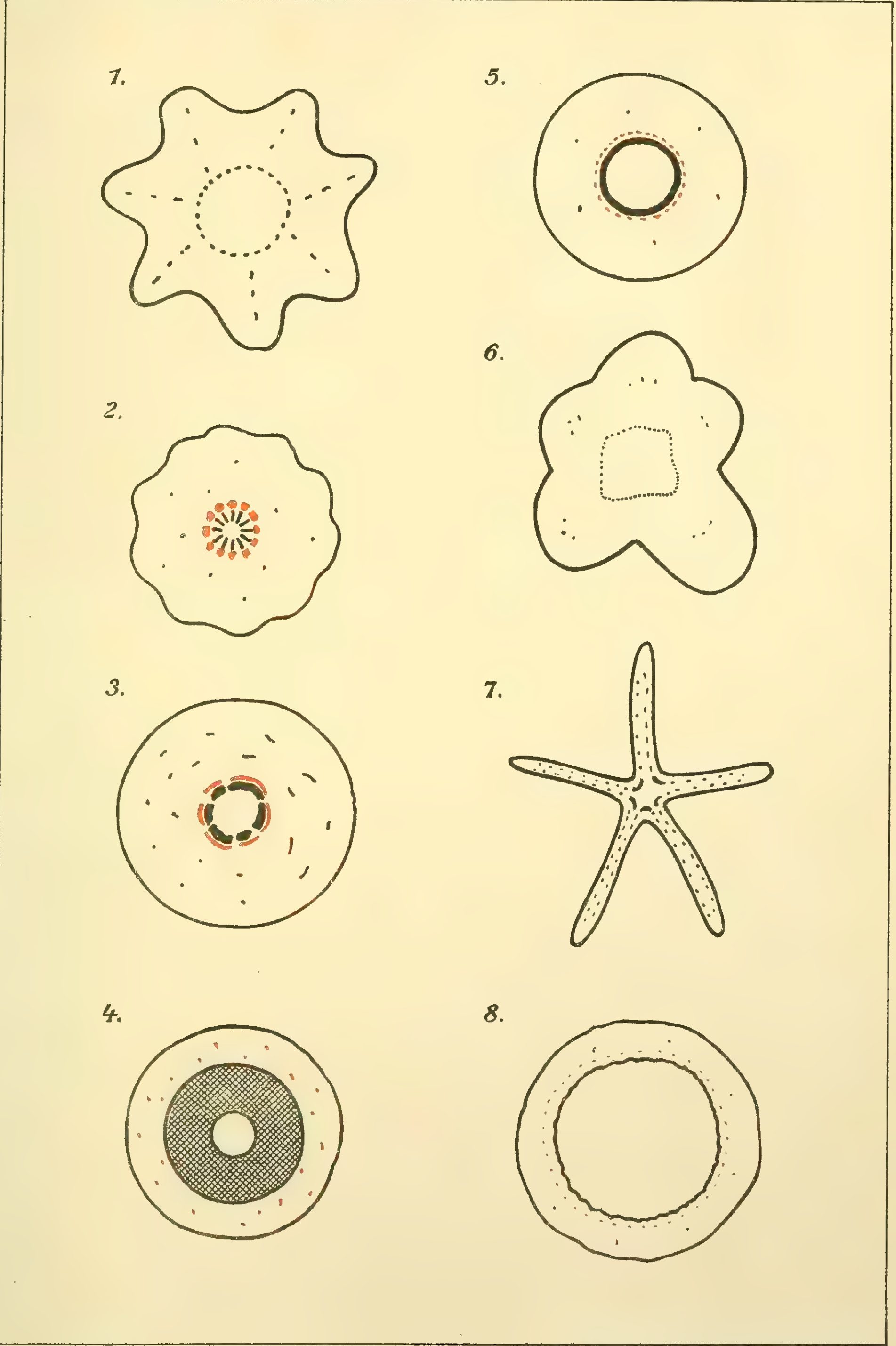




Boosfeld gez.

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.

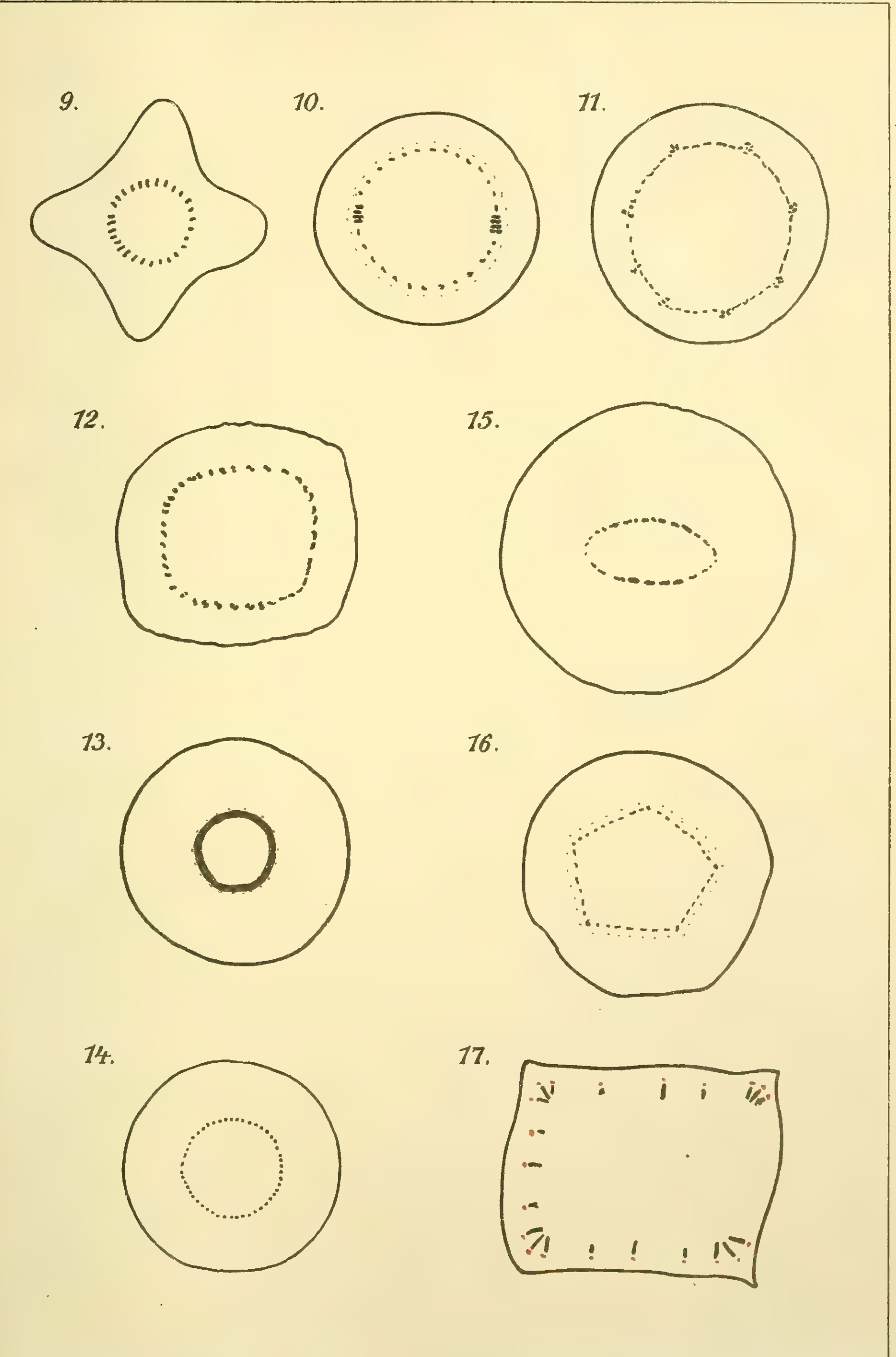




Boosfeld gez.

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.





Boosfeld gez.

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.



Beihefte

zum

Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Geh. Regierungsrat Prof. Dr. O. Uhlworm
in Bamberg.

Band XXXVII.

Erste Abteilung:
Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanz

Heft 3.

1920
Verlag von C. Heinrich
Dresden - N.

Ausgegeben am 1. Dezember 1920.

Inhalt.

Die Beiträge erscheinen in zwangloser Folge. Jeder Band umfaßt 3 Hefte.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage C. Heinrich, Dresden-N.

Zusendungen von Manuskripten und Anfragen redaktioneller Art werden unter der Adresse: Geh. Regierungsrat Professor Dr. O. Uhlworm, Bamberg, Schützenstraße 22, I., mit der Aufschrift „Für die Redaktion der Beihefte zum Botanischen Centralblatt" erbeten.

Studien über Nachweis und Lokalisierung, Verbreitung und Bedeutung der Oxalsäure im Pflanzenorganismus.

Von

Norbert Patschovsky.

(Mit 3 Abbildungen im Text.)

Inhaltsverzeichnis.

Einleitung.

Unter den organischen Säuren, die der Stoffwechsel der Pflanze hervorbringt, hat keine ein so oftmaliges und eindringendes Studium erfahren wie die Oxalsäure. Seinen Grund hat dies einmal darin, daß die Oxalsäure im Kalziumoxalat einen im Pflanzenreich außerordentlich verbreiteten Zellinhaltsbestandteil bildet, der schon den älteren Anatomen (Malpighi, Leeuwenhoek) auffallen mußte, und seitdem immer wieder Gegenstand deskriptiver Untersuchungen geworden ist. Dadurch, daß die Oxalsäure als unlösliches Kalksalz für den morphologischen Zweig der Botanik wichtig werden konnte, wird es verständlich, daß sich ihr die Botaniker viel früher und zudem mit größerer Aufmerksamkeit zuwendeten, als jenen anderen Pflanzensäuren, deren Gegenwart allein durch chemische Hilfsmittel nachweisbar ist. Lag andrerseits die Oxalsäure in gelöster Form im Pflanzenkörper vor, so war es wiederum das Kalksalz, an dem sie sich, darin übergeführt, erkennen ließ.

Bei aller Bemühung jedoch, die man darauf verwendet hat, die Rolle dieser Säure im Pflanzenorganismus kennen zu lernen, ist der eigentliche Mittelpunkt des Problems, von dem aus die der Forschung als Ansatzpunkte dargebotenen Phänomene sich würden verstehen lassen, durchaus dunkel geblieben. Die Sachlage ist die, daß wir heut mancherlei Einzelfäden in der Hand halten, den jenen gemeinsamen Verknüpfungspunkt aber von zukünftiger Forschung nur mehr erhoffen dürfen.

Ein Rückblick auf die wichtigsten Arbeiten, die den Problemkreis „Pflanze und Oxalsäure" betreffen, wird dies im einzelnen nachweisen.

Eine Gruppe von Forschern nahm vom Kalziumoxalat den Ausgang. Es galt zunächst, beschreibend vorzugehen, die Vorkommnisse kristalliner Bildungen im Pflanzenkörper zu sammeln und zu sichten, die Fälle des gänzlichen Fehlens herauszuheben und damit einen Einblick in die Verbreitung des oxalsauren Kalkes im Ganzen des Pflanzenreiches wie in den einzelnen Organen und Geweben zu gewinnen. Wichtige Anhaltspunkte sind aus solchen Untersuchungen z. B. für die klassifizierende Systematik zu erwarten. Ertragreiche Zusammenstellungen lieferte F. G. Kohl (1889), sowie die den kristallinen Bildungen besonderes Interesse entgegenbringende „Systematische Anatomie der Dikotyledonen" Solereders (1899 und 1908).

Einen Fortschritt in der Linie der Oxalsäureforschung bedeutete es, als man nach den Bildungsbedingungen des Kalziumoxalats und damit auch der Oxalsäure zu fragen begann. Die Hypothesen, die von den verschiedenen Forschern vertreten werden, nehmen für den Ursprung der Oxalsäure nacheinander

alle wichtigen Punkte des aufbauenden wie abbauenden Stoffwechsels in Anspruch, und die Tatsache, daß bis jetzt eine Einigung der Meinungen nicht vollzogen worden ist, zeigt an, wie verwickelt die zugrunde liegenden Tatbestände sein müssen.

Die bekannten Untersuchungen von Schimper (1888, 1890) sollten den Beweis erbringen, daß die Kalksalze der Bodennahrung — Nitrate, Phosphate, Sulfate — bei ihrer Verarbeitung in den Blättern eine Zersetzung erfahren, derart, daß Stickstoff, Phosphor, Schwefel in den Eiweißstoffwechsel übergehen, während der Kalziumrest an Oxalsäure gebunden und damit als nutzloses Exkret dem Stoffwechsel entzogen wird. In diesem Sinne hatten schon vorher Holzner (1867) und Sachs (1882) die Bildung des Kalziumoxalats gedeutet, und gleichzeitig mit Schimper vertrat auch Kohl (1889) diese Auffassung. Palladin (1887) nahm im Unterschied gegen die genannten Autoren den Regenerationsvorgang der Eiweißverbindungen aus Asparagin und Kohlehydraten für die Bildung der organischen Säuren in Anspruch.

Sehr verschieden hiervon ist die Stellung jener Forscher, die auf einschlägigen Studien de Barys fußend, das Problem behandelten. De Bary (1886) bemerkte in *Peziza sclerotiorum* einen in Nährlösung reichlich Oxalsäure produzierenden Pilz, und zwar fand er diese in Ca-freier Nährlösung in gelöstem Zustande, als Kaliumsalz, vor, hingegen in Ca-haltiger Kulturflüssigkeit als Kalziumoxalat, das die Hyphen mit einer Art von Inkrustation überzieht. De Bary dachte hierbei an eine „Oxydationsgärung", bei der innerhalb der lebenden Sauerstoff aufnehmenden Zellen des Pilzes aus Zucker Oxalsäure gebildet und diese als Kaliumsalz aus der Zelle ausgestoßen wird, um bei Kalkgegenwart an der Oberfläche der Hyphen als Kalkoxalat in fester Form sich abzuscheiden.

Fortgesetzt und ausgebaut wurden diese Untersuchungen von Wehmer (bes. Bot. Ztg. 1891). Wehmer studierte Schimmelpilze der Gattungen *Aspergillus* (*niger*) und *Penicillium*, die abhängig von der für die Kultur gewählten Kohlenstoff- und Stickstoffnahrung, mehr oder weniger Oxalsäure produzieren. Maßgebend ist hierbei, ob im Stoffwechsel Basen bzw. Säuren disponibel werden. Bei Abwesenheit säurebindender Basen in der Kulturflüssigkeit steht die Oxalsäurebildung bei einer bestimmten niedrigen Konzentration still. Bildung der Säure und Zerstörung durch Weiteroxydation halten sich dann im Gleichgewicht. Dienen Albumosen bzw. Kali- oder Natronsalpeter als Stickstoffquelle, so werden durch den Assimilationsprozeß Basen frei und entsprechend ergiebige Oxalsäureproduktion ist die Folge. Wird vollends für einen dauernden Überschuß an zu sättigender basischer Substanz gesorgt, z. B. durch Hinzufügen von Kalziumkarbonat zur Nährflüssigkeit, so erzeugt der Pilz unausgesetzt Oxalsäure, indem der angestrebte Zustand schwacher Azidität des Substrats nie erreicht wird. So kann der größte Teil des vom Pilz verbrannten Zuckers als Kalziumoxalat zur Erscheinung kommen.

Schimper (1890) hatte — mit Veränderung seines früheren Standpunktes (1888) — angenommen, daß es bei der Bildung des Kalziumoxalats darauf ankomme, die Oxalsäure unschädlich zu machen, deren Giftwirkung dabei verhindert würde. Demgegenüber betont umgekehrt Wehmer auf Grund seiner Ergebnisse die regulatorische Bildung der Oxalsäure (Pfeffer, Physiol. 1881, 304), die auf die entgiftende Neutralisation basischer Äquivalente angelegt zu sein scheint. Diese Auffassung von der Funktion der Oxalsäure reicht bereits bis auf Schleiden zurück (Grundzüge der wissenschaftl. Botanik I. 1842). Die Bildung des Kalziumoxalats in der Pflanze wird dann zu einem Sonderfall der allgemeineren Beziehung. So äußerten sich u. a. auch de Vries (1881; 1884, 601) und Stahl (1900). Eine bedeutsame Stütze gewann diese Vorstellung noch in den Untersuchungen von Benecke.

Nach den Erfahrungen Wehmers lag es sehr nahe, den damit gewonnenen Gesichtspunkt der Kalziumoxalatbildung an grünen Pflanzen nachzuprüfen. Wird auch bei diesen der oxalatsaure Kalk regulatorisch gebildet, läßt sich ihr Gehalt daran beeinflussen? — Das war die Fragestellung Beneckes (1903). Die Untersuchungen dieses Forschers waren erfolgreich an *Zea Mays*, *Fagopyrum* und *Tradescantia*. Es gelang, den Gehalt dieser Pflanzen an Kalziumoxalat durch die Wahl der Stickstoffquelle ganz wesentlich zu beeinflussen. Bei Nitraternährung werden im Stoffwechsel Basen frei, und diese regen zur Bildung von Oxalsäure an. Die Folge ist reichliches Auftreten von Kalziumoxalat. Bei Verwendung von Ammonsalzen werden nach Verbrauch des in diesen enthaltenen Stickstoffs Säuren frei, und so kultivierte Pflanzen sind arm oder leer an Kalkoxalat. Dabei erwies sich der Rhaphidengehalt als unabhängiger von den zugeführten Nährstoffen. Hiermit war die von Wehmer für Pilze aufgestellte Beziehung auch für grüne Pflanzen bestätigt. Daß die Oxalsäure der höheren Pflanzen ein Atmungsprodukt ist, das in der unvollständigen Oxydation von Zuckerarten seinen Ursprung nimmt, hatte schon Warburg (1886/88) in einer bekannten Arbeit zu zeigen gesucht.

Eine Bestätigung erfuhren die Ergebnisse Beneckes durch eine nahezu gleichzeitige Untersuchung von Amar (1904), dem es gelang, Keimpflanzen von Caryophyllaceen sehr weitgehend kristallfrei zu kultivieren, dadurch, daß er Ca-freie Nährlösung gebrauchte. Auch Amar zieht den Schluß, daß es sich bei der Bildung des Kalziumoxalats in der Pflanze um die Beseitigung von überflüssigem Kalk aus dem Stoffwechsel handelt. — Daß die Oxalsäure das Produkt einer unvollkommenen Oxydation von Kohlehydraten darstellt, ist gegenwärtig die bestgeglaubte Ansicht über dieses Problem. Nichtsdestoweniger haben sich in letzter Zeit Stimmen dagegen erhoben, die wiederum in eine andere Richtung zu weisen bemüht sind. Schon 1840 hatte Liebig die Oxalsäure mit der Kohlenstoffassimilation in Zusammenhang gebracht und sie als ein „erstes Assimilations-

produkt" aufgefaßt. Gegner fand diese Theorie in Mohl, später in Sanio, Holzner, Aé. Befürwortet wurde sie von Rochleder und Unger, in neuerer Zeit ganz besonders von Berthelot und André (1886), die in der Oxalsäure ein Produkt unvollständiger Reduktion des Kohlendioxyds in den grünen Blättern erblicken. In den letzten Jahren äußerten sich in diesem Sinne wiederum Baur (1908), Bassalik (1914) und Steinmann (1917). Der letztgenannte Autor untersuchte die Zellsaftazidität des Rhabarbers; er sucht mit seinen Ermittelungen die Vorstellung zu stützen, daß die Säuren des Rhabarberblattes, unter denen Oxalsäure altbekannt ist, in mehrfacher Hinsicht sich ähnlich wie die gelösten Kohlehydrate verhalten.

Mit der Steinmannschen Untersuchung berühren wir bereits einen anderen Zweig der vegetabilischen Oxalsäureforschung. Man geht hier nicht mehr von dem histologisch distinkten Kalziumoxalat aus, sondern prüft mit chemischen Hilfsmitteln, meist auf titrimetrischem Wege, die Azidität saurer Organe. Diese Forschungen führen auf das Gebiet der Pflanzensäuren im allgemeinen. Auch hier geht die deskriptive Feststellung der vorfindbaren Aziditätsverhältnisse stets der experimentellen und theoretischen Behandlung des Problems voraus.

Seit Sachs (1862) wissen wir, daß die Meristeme der Vegetationspunkte sowie der Siebteil der Gefäßbündel („Leitzellen") alkalische Reaktion zeigen, während das entwickelte Parenchym säurehaltig ist. Quantitative Prüfungen des Oxalsäuregehaltes nahm vom Jahre 1875 an Adolf Mayer vor. Mayer leugnet die Beziehung zwischen Oxalsäurebildung und Assimilation; er sieht in der Oxalsäure ein Produkt von Oxydations- und Spaltungserscheinungen, das weiter zerstört werden kann. Bereits Sachs (1862) deutet auf eine mögliche Beziehung zwischen der Gegenwart von Kohlehydraten im Parenchym und dem konstanten Auftreten saurer Säfte in demselben Gewebe hin. Auch de Vries (1884) leitet die Oxalsäure von stickstofffreiem Nährmaterial (Glukose) ab und betont bei dieser Umwandlung besonders den Gewinn an osmotischer Turgorkraft, den die Pflanzenzelle hierbei zu erzielen vermag. Nach ihm stehen die organischen Säuren in Hinsicht ihres Anteils an der Turgorkraft wachsender Pflanzenteile obenan.

Das Hauptinteresse zog dabei die als charakteristische Eigenschaft vieler Pflanzen erkannte Erscheinung des täglichen periodischen Aziditätswechsels an sich. Die wichtigsten Untersuchungen hierüber wurden von Ad. Mayer (1875), de Vries (1876), Kraus (1884), Warburg (1886) ausgeführt. Im Vordergrunde standen die Sukkulenten (Crassulaceen, Mesembryanthemeen, Kakteen u. a.). Es zeigte sich, daß das Licht sowie erhöhte Temperatur den Säuregehalt der Organe vermindern. Dieser ist nach Kraus (1884) in den grünen Laubblättern am höchsten, in den Wurzeln am geringsten. Kraus

erklärte die Säuren für „Nebenprodukte" der Atmung und Spaltungsprodukte von Eiweißstoffen. Es festigte sich aber immer mehr die Vorstellung, daß die organischen Säuren der Sukkulenten in der Nacht aus tagsüber gebildetem Kohlehydrat durch Oxydation hervorgehen und am Tage weiter zu Kohlendioxyd und Wasser veratmet werden; Kohlendioxyd wird alsbald wieder für den photosynthetischen Assimilationsvorgang nutzbar gemacht (Warburg 1886). Der typische Transpirationsschutz der Sukkulenten wurde von Aubert (1890, 92) auf ihren Gehalt an Pflanzensäuren zurückgeführt und gleichzeitig das Zusammengehen von Säure- und Chlorophyllreichtum der Organe hervorgehoben.

Damit erhält das zunächst rein chemisch-physiologische Problem der Pflanzensäuren auch eine ökologische Seite. In wie hohem Grade die Oxalsäure sowohl als ungelöstes Kalziumsalz (Rhaphiden) wie als gelöster Bestandteil des Zellsaftes die Pflanzen gegen eine feindliche Umwelt zu schützen vermag, hat Stahl in seiner bekannten Studie über „Pflanzen und Schnecken" (1888) gezeigt. Für die Lebensverhältnisse der Pilze ergab sich aus den erwähnten Untersuchungen von de Bary und Wehmer als wichtige Aufgabe der Oxalsäureproduktion, fremde Organismen von dem bewohnten Substrat fernzuhalten oder zu verdrängen.

Ein solcher Gedankengang setzt voraus, daß von der freien Oxalsäure und ihren gelösten Salzen auf viele Lebewesen eine Giftwirkung ausgeht. Untersuchungen hierüber sind von Schimper (1890), ganz besonders aber von O. Loew (1892, 93) ausgeführt worden. Loew gelang es, die Giftwirkung der Oxalsäure in erster Linie als eine Schädigung des Zellkerns zu erkennen.

Wenn nun, wie Stahl (1888) dargetan hatte, der oxalsaure Saft gewisser Blütenpflanzen vermöge seiner Giftigkeit tierische Angreifer fernzuhalten geeignet ist, dann mußte es für die ökologische Oxalsäureforschung eine weitere Aufgabe werden, zu ermitteln, in welchen Organen und Geweben der Pflanze das Gift lokalisiert ist. Die sehr vereinzelt dastehende Studie von Gießler (1893) prüft auf mikrochemischem Wege die fraglichen Sachverhalte und stellt für die Oxalsäure im allgemeinen eine periphere Lagerung in den damit versehenen Organen fest, — ein für andere Abwehrstoffe bereits vordem beschriebener Tatbestand.

So ist denn die Stellung, die der Oxalsäure im Haushalt des pflanzlichen Organismus zukommen mag, unter sehr verschiedenen Gesichtspunkten untersucht und erörtert worden, und hierbei ist, wie eingangs gesagt, eine Einigung zwischen den einander widersprechenden Auffassungen sowohl wie eine Zusammenfassung der auseinanderstrebenden Einzeltatsachen bisher nicht erzielt worden. Bei solcher Sachlage muß es rücksichtlich des anzustrebenden Zieles wertvoll sein, die der Untersuchung zugänglichen Gegebenheiten immer besser kennen zu lernen.

So kann man sich z. B. die Aufgabe stellen, die Verbreitung gelöster Oxalate durch die größeren und kleineren Gruppen des

Pflanzenreiches hindurch zu verfolgen und ihre Lokalisation im Pflanzenkörper zu ermitteln. Dabei kann man auf das gleichzeitige oder eventuell sich ausschließende Vorkommen anderer als Schutzstoffe und Exkrete bekannt gewordener Körper, wie Gerbstoff und Kalziumoxalat achten, indem man zunächst ein willkürlich ausgewähltes Studienmaterial sammelt, auf Grund dessen sich dann allgemeinere Schlüsse ziehen lassen. Die Feststellung der Lokalisation wird aber zu einer selbständigen Sonderaufgabe, wenn man sich vergegenwärtigt, was es bedeutet, eine kristalloide lösliche Verbindung an ihrem natürlichen Orte im Organismus fixieren zu wollen. — Damit ist der Gegenstand dieser Arbeit gekennzeichnet.[1])

Hat man für ein gewisses Untersuchungsmaterial Anwesenheit oder Fehlen gelöster und ungelöster Oxalate festgestellt, so kann man weiter nach den Bedingungen solcher Sachverhalte fragen, z. B. worauf das gänzliche Fehlen aller Oxalate in manchen Gruppen beruhen möge. Es lassen sich im Verfolg dieser Fragestellung Kulturversuche anlegen, die darauf gerichtet sind, durch äußere Zufuhr subtoxischer Oxalatmengen möglicherweise das außernormale Erscheinen von Kalziumoxalat herbeizuführen. Dabei werden die sich ergebenden subtoxischen Grenzkonzentrationen der betreffenden Oxalatlösungen einen Einblick in die Giftwirkung der Oxalsäure erlauben.[2])

Verbreitung und Lokalisation des gelösten Oxalates bei Pflanzen, zugleich in ihren Beziehungen zu dem Vorkommen von Kalziumoxalat und Gerbstoff.

Wenn wir hier und im folgenden von „gelösten Oxalaten" sprechen, so verstehen wir darunter alle im Zellsaft der Pflanzen nachweisbaren löslichen Salze der Oxalsäure sowie die freie Säure selbst, falls sie, wie es in manchen schwer entscheidbaren Fällen den Anschein hat, im Pflanzenorganismus gegenwärtig ist. Da sich die mikrochemische Prüfung stets auf das Oxalation richtete, es also unentschieden gelassen wurde, ob in jedem Einzelfall etwa ein Kalium- oder Natriumsalz oder die freie Säure vorlag, können wir im weiteren auch von Oxalsäure oder Säure schlechthin reden, wenn wir die löslichen Verbindungen des Oxalsäurerestes meinen. Das noch mit größerem Recht insofern, als diese im Zellsaft vorwiegend in Form der sauren Salze vorliegen und wesentlich zur sauren Reaktion des Zellsaftes beitragen. Im Gegensatz hierzu nimmt das Kalziumoxalat als unlösliches Oxalat der Pflanze eine Sonderstellung ein.

---

[1]) Eine kurzgefaßte Darstellung der Untersuchungen gab ich in: Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. Bd. 36. 1918 (1919). S. 542—48.

[2]) Diese Fragen behandelt meine Arbeit: Über eine Möglichkeit des außernormalen Entstehens von pflanzlichem Kalziumoxalat. (Biolog. Zentralbl. Bd. 39. 1919. Nr. 11.)

Seit Stahl (1888) wissen wir von dem „Vikariieren" der pflanzlichen Schutzmittel. So sind Pflanzen, die mechanischen Schutz besitzen, regelmäßig frei von chemischen Schutzmitteln und umgekehrt. Innerhalb der Klasse der chemischen Schutzmittel wiederholt sich dieses Verhalten, indem bei verschiedenen oft nahe verwandten Spezies oder verschiedenen Organen desselben Individuums der eine Schutzstoff an Stelle eines anderen nachweisbar wird.

Sehr charakteristisch und besonders von Gießler (1893) hervorgehoben ist solches Vikariieren zwischen Oxalsäure und Gerbstoff. Die physiologische Stellung der Gerbstoffe ist ebenso dunkel wie die der Oxalsäure, und es ist nicht ersichtlich, wie die zahlreichen Vikariationsverhältnisse zwischen beiden Körpern vom rein stoffwechselphysiologischen Standpunkt aus begriffen werden sollen. Der ökologische Gesichtspunkt hat sich hier bis jetzt als ergiebiger erwiesen (Pfeffer 1897, 493), wenn er auch nicht verständlich machen kann, warum die eine Art gerade Oxalsäure, die andere Gerbstoff führt.

So war denn zu erwarten, daß die gleichzeitige Prüfung des Untersuchungsmaterials auf Gerbstoff hinsichtlich der Vikariationsfrage mancherlei weitere Befunde ergeben würde.

Diese Gleichzeitigkeit der nach zwei Seiten gerichteten Untersuchungen lag indes dem Wesen der verwendeten Methodik zufolge noch ganz besonders nahe. Es gelang mir nämlich, die Gegenwart von Oxalsäure und von Gerbstoff mittels eines und desselben Reagens gesondert augenscheinlich zu machen.

Das Verfahren Gießlers bestand darin, die Oxalsäure durch Chlorkalziumlösung in das Kalkoxalat überzuführen und dieses nach seinen bekannten chemischen und optischen Eigenschaften zu identifizieren. Den Gerbstoffnachweis führte der Autor dann besonders mit Hilfe der Lösungen von Kaliumbichromat, Ferrichlorid usw. aus (l. c. 7 ff.).

Es glückte mir, mittels wäßriger Lösungen von Ferrosulfat die gelösten Oxalate der Pflanze in das Ferrooxalat umzuwandeln und als solches sichtbar zu machen. Das Ferrosulfat erwies sich aber zu gleicher Zeit als sehr geeignet, auch die Gerbstoffe und zwar von den Oxalaten differenziert erkennen zu lassen. Die exakte Lokalisierung des Gerbstoffs ist meist noch mittels Kaliumbichromat erfolgt.

Bei der überaus unsicheren Begrenzung der mit dem Sammelnamen der „Gerbstoffe" zusammengefaßten Körperklasse, müssen alle Angaben hierüber unter gewichtigem Vorbehalt gemacht werden. Was wir darunter verstehen, ergibt sich aus der Beschaffenheit der ihrem Nachweis zugrunde gelegten Reaktionsbilder, wie es ja angesichts der in analoger Weise verwickelten Sachlage anderer organischer Körper (Eiweiße, Kohlehydrate) ebenfalls gehandhabt wird. Die blaue oder grünliche Färbung mit Eisensalzen, die braune Fällung mit Kaliumbichromat galten mir als Anzeichen für das Vorhandensein des „Gerbstoffes".

Größeres Gewicht legte ich in diesem methodischen Zusammenhange auf die Frage, wie weit es denn überhaupt möglich sei, die Oxalsäure in der Pflanze zu lokalisieren, d. h. als unlöslichen Körper ebenda zu fixieren, wo sie in der lebenden Pflanze als gelöster Stoff ihren Sitz hatte. Liesegang (1915) hat darauf aufmerksam gemacht, daß die Fixierung der leichtdiffusiblen kristalloiden Stoffe ganz andersartige Schwierigkeiten birgt, als die der Kolloide, wo z. B. die Fixierung der eiweißartigen Zellinhalte seit langem eine eigne Technik hervorgebracht hat. Bei der Frage nach der Lokalisation der Oxalsäure in der Pflanze werden wir uns gerade mit diesem Moment ganz wesentlich auseinanderzusetzen haben, wenn unsere Ergebnisse den Anspruch begründeter Ergebnisse erheben sollen.

Da die zugrunde liegende Oxalsäurereaktion meines Wissens bisher in der mikrochemischen Technik nicht verwendet worden ist, erscheint es angebracht, im methodischen Teil dieser Arbeit auch eine ausführliche Charakteristik der hierauf sich beziehenden Verhältnisse zu geben und damit die methodischen Erörterungen selbst zu beginnen.

A. Methodischer Teil.

A 1. Die Fragen des Nachweises und der Lokalisierung gelöster Oxalate in der Pflanze.

Im Sinne dieser Vorbemerkungen haben wir in der folgenden methodischen Grundlegung uns zuerst über die in Rede stehende Reaktion und die dabei beteiligten Stoffe zu verbreiten. Dadurch gewinnen wir die notwendige Bekanntschaft mit allen den Umständen, wie sie bei der angewandten Handhabung der Reaktion wichtig werden. Wir wollen darauf mehrere Verfahren schildern, von denen eines, das Injektionsverfahren, besondere Aufmerksamkeit verdient. Ihm wird ein breiter Raum zu geben sein, da von seiner methodischen Brauchbarkeit die Sicherheit der Einzeluntersuchungen wesentlich abhängt.

I. Chemisches und Physikalisches über die den speziellen Untersuchungen zu Grunde gelegte Oxalatreaktion und die daran beteiligten Stoffe.

Übersicht der einschlägigen Literatur.

Souchay und Lenssen, Über die Oxalate der schweren Metalloxyde. (Ann. d. Chem. u. Pharm., h. von Wöhler, Liebig u. Kopp. Bd. 105. 1858).
Haushofer, K., Mikroskopische Reaktionen. 1885.
Ladenburg, A., Handwörterbuch der Chemie. Bd. III. 1885; Bd. 8, 1890.
Fehling, H. v., Handwörterbuch der Chemie. Bd. IV. 1886.
Schmidt, E., Pharmazeutische Chemie. Bd. II. 1901.
Beilstein, F., Handbuch der organischen Chemie. Bd. I. 1893.

1. Die Reaktion.

In der zitierten Arbeit (1893) wies Gießler die Oxalsäure als Kalziumoxalat nach und verwendete hierbei eine Mischung von in Wasser gelöstem Chlorkalzium und Natriumazetat. Der Vorteil dieses Reagens liegt in der großen Empfindlichkeit der Reaktion; der Nachteil ist mit dem wenig ausgesprochenen Bilde gegeben, das die erhaltene Fällung von Kalziumoxalat im Mikroskop liefert. Bei Gegenwart von Gerbstoff wird dieser durch Chlorkalziumlösung als schwärzliche Masse gefällt und das gebildete Kalziumoxalat gänzlich verdeckt (Gießler l. c. 7 f., 26). Damit ist das Suchen nach einem mikrochemisch klarerem Oxalatnachweis gerechtfertigt.

Es zeigte sich, daß solchen Ansprüchen die Lösung des Ferrosulfats Genüge leistet. Ehe wir in die Besprechung dieser hier im Mittelpunkt stehenden Reaktion eintreten, soll gesagt werden, daß noch andere Möglichkeiten des Oxalatnachweises in Erwägung waren. Es wurden Versuche angestellt mit: Uranylacetat (Schimper 1890), Harnstoff, Kupfersulfat, Chromnitrat — ohne brauchbares Ergebnis.[1])

a) **Verlauf der Reaktion.**

Läßt man die wäßrigen Lösungen von Eisenvitriol und einem Oxalat, z. B. des neutralen oxalsauren Kali ($C_2O_4 . K_2 + H_2O$) im Reagenzglas aufeinander wirken, so beobachtet man bald beim Vermischen eine intensive Gelbfärbung der Mischung. Schnell trübt sich das Gemisch und nach kürzerer oder längerer Frist fällt am Boden des Glases ein zitronengelber oder orangefarbener Niederschlag aus, der kristallinisch ist, sich gut absetzt und aus dem Oxalat des zweiwertigen Eisens, aus Ferrooxalat ($C_2O_4 . Fe + 2\ H_2O$) besteht.[2])

b) **Bedingungen des Reaktionsverlaufes.**

Nach eignen Wahrnehmungen kann über die Bedingungen des beschriebenen Reaktionsverlaufes das Folgende berichtet werden.

α) Physikalische Bedingungen.

In der Wärme ist der Verlauf der Reaktion beschleunigt (Erhitzen des Gemisches). — Den gleichen Erfolg bewirkt Alkohol, wenn er der Mischung der Reagentien zugegeben wird.

Über die Empfindlichkeit der Reaktion wurden einige Versuche angestellt. Es zeigte sich, daß aus einer Lösung, die das neutrale Kaliumoxalat in einer Verdünnung von 1 pro mille enthält, sich bestenfalls noch winzige Spuren von Ferrooxalat-Niederschlag fällen lassen.

---

[1]) Molisch (1913, 101 f.) gibt als mikrochemische Nachweismittel der Oxalsäure auch Strontiumnitrat und Silbernitrat an.

[2]) Auf diese auch zum qualitativen Nachweis der Ferroverbindungen benutzte Reaktion machte mich zuerst Herr H. Ziegenspeck aufmerksam.

β) Chemische Bedingungen.

In dem oben gesetzten Fall, daß die Reaktion zwischen neutralem Kaliumoxalat und Ferrosulfat in wäßriger Lösung vor sich geht, sind als Reaktionsprodukte Ferrooxalat und Kaliumsulfat zu erwarten. Zur Veranschaulichung diene die Gleichung:

$$C_2O_4''K_2^{\cdot\cdot} + Fe^{\cdot\cdot}SO_4'' = C_2O_4Fe + K_2^{\cdot\cdot}SO_4''.$$

Wenn statt Eisenvitriols ($FeSO_4 . 7\,H_2O$) das beständigere Mohrsche Salz [$FeSO_4 . (NH_4)_2SO_4 . 6\ H_2O$] verwendet wird, so sind dieselben Reaktionsprodukte zu erwarten.

Wird in voranstehender Gleichung das neutrale oxalsaure Kali durch freie Oxalsäure oder saures Kaliumoxalat ersetzt, so muß freie Schwefelsäure auftreten, und es muß fraglich werden, ob diese nicht das Ausfallen des Ferrooxalats hindert. Zu erwarten ist folgendes Gleichgewicht:

$$C_2O_4''H_2^{\cdot\cdot} + Fe^{\cdot\cdot}SO_4'' \rightleftarrows C_2O_4Fe + H_2^{\cdot\cdot}SO_4''.$$

Ein dieser Frage Rechnung tragender Versuch (Lösung von Oxalsäure puriss. + Lösung von Eisenvitriol kristallis.) ergab eine sehr starke Fällung von Ferrooxalat. Freie Schwefelsäure hindert also unter den obwaltenden Konzentrationsverhältnissen den Reaktionsablauf nicht merklich.

A priori könnte nun vermutet werden, daß in dem gewählten Beispiel Natriumacetat, das Gießler (l. c.) seinem Reagens zum Unschädlichmachen freiwerdender Salzsäure hinzufügte, die Reaktion günstig beeinflussen möchte. Wir würden dann das Bestehen der folgenden Gleichung anzunehmen haben:

$$C_2O_4''H_2^{\cdot\cdot} + Fe^{\cdot\cdot}SO_4'' + 2\,CH_3COO'Na^{\cdot} = C_2O_4Fe + Na^{\cdot\cdot}{}_2SO_4'' + 2\ CH_3COO'H^{\cdot}.$$

Die frei auftretende Essigsäure kann auf Ferrooxalat nicht lösend einwirken.

In dieser Weise angestellte Versuche ergaben eine sichtliche Verlangsamung der Reaktion: Das Gemisch der Stoffe bleibt lange klar und besitzt leuchtende tief goldgelbe Farbe. Eine Beschleunigung des Ausfallens tritt ein, wenn viel Ferrosulfatlösung dem Gemisch zugesetzt oder dieses stark erwärmt wird.

Will man mit einer Mischung von Ferrosulfat- und Natriumacetatlösung auf Oxalate prüfen, so ergeben sich Komplikationen schon hinsichtlich jener Mischung selbst. Der alkalische Charakter des gelösten Natriumacetats bedingt beim Zusammentreffen mit der Ferrolösung das Ausfallen von grünlichem Eisenhydroxydul, das erst durch hinzugefügte Essigsäure wieder in Lösung gebracht werden muß, um ein brauchbares Reagens zu erhalten.

Außerordentlich hemmend und verzögernd wirkt auf den Reaktionsablauf auch die Anwesenheit von viel Rohrzucker. Bei Gegenwart von Äpfelsäure oder Weinsäure erhält man starke Fällung von Ferrooxalat unter einiger Verlängerung der gewöhnlichen Reaktionszeit. — Gegenüber diesen Befunden muß hervorhebend festgestellt werden, daß freie Essigsäure, der Ferrolösung zugegeben, den Reaktionsablauf nicht stört.

Alle diese Angaben über den Einfluß dritter Stoffe auf die Reaktion sind von Wichtigkeit bei der Übertragung der Reaktion auf die Verhältnisse der auf Oxalat zu prüfenden pflanzlichen Objekte sowie für die dabei zu handhabende Methodik.

2. Die Stoffe.

Wir gehen nunmehr dazu über, die an der Reaktion beteiligten Stoffe etwas eingehender zu charakterisieren.

a) **Ferrooxalat.**

α) Verhalten gegen andere Stoffe.

In Wasser löst sich ein Teil Ferrooxalat in 4500 Teilen kalten und in 3800 Teilen heißen Wassers (Souchay und Lenssen, l. c., 255). — Ferrooxalat ist löslich: in Schwefelsäure, Salzsäure, Salpetersäure; ferner beim Kochen mit neutralem Kaliumoxalat, wobei man eine rotgelbe Lösung erhält, die, mit viel Ferrosulfat versetzt, wieder Ferrooxalat abscheidet. Lösung erfolgt auch in Ferrichlorid.

Ungelöst verbleibt das Ferrooxalat in Essigsäure sowie in frischbereitetem kaltem und heißem Chloralhydrat. Lufttrocken aufbewahrt ist es haltbar; ebenso in mikroskopische Dauerpräparate eingeschlossen, eingebettet in Gelatine oder Glyzerin, wobei Formolzusatz unschädlich ist.

β) Mikrophysikalisch-optisches Verhalten.

Für unseren Zweck von größter Wichtigkeit ist das mikrophysikalisch-optische Verhalten des Ferrooxalats. Dieses ist kristallinisch, und über die Art und Größe der Kristalle, nach denen wir die Diagnose auf gelöstes Oxalat stellen, das Folgende.

Nach Haushofer (l. c. 49) besteht der Ferrooxalatniederschlag „aus kleinen, blaßgelblichgrünen Prismen mit einer domatischen Endigung, gewöhnlich nur aus rectangulären Täfelchen". (Vgl. dort Fig. 31.) „Dieselben gehören dem rhombischen Systeme an, zeigen lebhafte Polarisationserscheinungen und löschen parallel den Seiten aus. Nicht selten finden sich kreuzförmige Zwillinge wie jene vom Staurolith."

Weiteres habe ich beim Durchsuchen der mineralogisch-kristallographischen Literatur nicht finden können. Auf eine wichtige Eigenschaft der Ferrooxalatkristalle machte mich Herr Prof. H. Ambronn aufmerksam: auf ihren Dichroismus.

Betrachtet man die auf dem Objektträger in Wasser suspendierten Kriställchen mit dem Mikroskop, so erscheinen sie bei gewöhnlichem Tageslicht in einem blassen Gelb. Dieser Farbton bleibt unverändert bestehen, wie man auch den Objekttisch

drehen, welche Lage man den Kriställchen dadurch geben mag. Das ändert sich, wenn mit dem Einschalten des Polarisators in den Strahlengang des Mikroskops polarisiertes Licht durch die Kriställchen hindurchgeschickt wird. Die Kristalle erscheinen jetzt, abhängig von ihrer Lage, sattgelb oder ganz farblos, und durch Drehen des Objekttisches werden die gelben farblos, die farblosen gelb. Der Drehungswinkel aus der einen in die andere Lage beträgt 90°. — An diesem Dichroismus sind die Ferrooxalatkristalle neben ihrer Gestalt leicht erkennbar.



Abb. 1.

Kristalle und Konglomerate von Ferrooxalat, erhalten aus einem Gemisch von wäßr. Eisenvitriol, Natriumacetat, Essigsäure und Ammoniumoxalat. Vergr. 325.

Bei gekreuzten Nikols leuchten die Ferrooxalatkristalle intensiv auf. Hier zeigt sich ein Unterschied, der mit der Größe der Kristalle zusammenhängt.

Der durch rasches Ausfällen im Reagenzglas aus wäßrigen Lösungen erhaltene Niederschlag besteht aus kleinen Kristallindividuen. Diese leuchten bei gekreuzten Nikols in gelber, sowie grüner, blauer und roter Farbe auf, je nach Lage. Durch Verzögerung des Ausfallens, wie sie im Voranstehenden beschrieben ist, besser noch durch die später eingehend zu schildernde Fällung im kolloidalen Gelatinemedium erzielt wurde, kann man aber auch zu sehr großen Kristallen kommen; diese Kristalle, auch Konglomerate von solchen, leuchten bei gekreuzten Nikols mit reinem Gelb, ohne in irgendeiner Lage andere Farben aufzuweisen.

Größe der Kristalle. Die relative Unterscheidung zwischen kleinen und großen Kristallen des Ferrooxalats erhält erst objektiven Gehalt durch auf Messung beruhende Angaben über die Kristallgröße.

Die „kleinen" Kristalle, wie sie im Reagenzglas bei Abwesenheit die Reaktion verlangsamender Stoffe ausfallen, zeigen z. B. folgende Ausmaße:

$$15 \times 9\ \mu;\ 10 \times 4{,}5\ \mu;\ 16 \times 12\ \mu.$$

Diese Zahlen beziehen sich auf verschiedene Fällungen und wurden erhalten, indem aus einer ganzen Reihe von Einzelmessungen die betreffenden Mittelwerte gezogen wurden. Gemessen wurden immer die größere und die kleinere Kante eines Kristalls, — bzw. der größte und der kleinste Durchmesser, wenn nicht-rechteckige Kristallindividuen vorlagen.

Die „großen" Kristalle gewinnt man also, wenn der Verlauf der Reaktion verzögert ist. Aus einer Mischung der wäßrigen Lösungen von Eisenvitriol, Natriumacetat, Essigsäure und Ammoniumoxalat wurden Kristalle (s. Abb. 1) erhalten von folgendem Ausmaß:

$36 \times 22\ \mu$; außerdem Konglomerate: $90\ \mu$ Durchmesser.

In den später ausführlich zu schildernden Fällungen des Ferrooxalats in Gelatine stieß ich auf Konglomerate mit folgenden Maßen: Die Größe steigt von

$$64 \times 37{,}5\ \mu \text{ bis auf } 195 \times 180\ \mu.$$

Welche Bedeutung diese Zahlen der Kristallgröße für den Anwendungsbereich der botanischen Mikrochemie besitzen, wird später erhellen.

b) **Ferrosulfat.**

Die große Löslichkeit des Eisenvitriols, $FeSO_4 \cdot 7\ H_2O$, in Wasser ist bekannt; aus der wäßrigen Lösung scheidet sich der Eisenvitriol durch Alkoholzusatz wieder kristallinisch ab. — Störend ist die geringe Haltbarkeit der Eisenvitriollösung, die bekanntlich alle Salze des zweiwertigen Eisens mehr oder minder aufweisen. Ferrosulfat geht dabei in basisches Ferrisulfat, $Fe(OH)SO_4$ über, das sich als gelbbrauner Niederschlag absetzt.

Die Ausscheidung dieses Niederschlages läßt sich verhindern durch Zusetzen von Essigsäure, am besten bald bei der Bereitung der Lösung. So hergestellte Lösungen bleiben klar, nehmen zwar allmählich einen gelbbraunen bis rötlichen Farbenton an, eignen sich aber vorzüglich zum Oxalatnachweis. Ferrooxalat ist, wie bemerkt, in Essigsäure unlöslich. Gleichzeitig werden durch den Zusatz von Essigsäure in dieser lösliche sonstige Fällungen ausgeschlossen.

Beständiger als der Eisenvitriol ist das Doppelsalz Ferroammoniumsulfat, Mohrsches Salz, $FeSO_4 \cdot (NH_4)_2SO_4 \cdot 6\ H_2O$. Auch dieses gestattet den Oxalatnachweis und wurde mehrfach verwendet. —

Nach diesen chemischen und physikalischen Vorbemerkungen können wir dazu übergehen, die Anwendung der gekennzeichneten Reaktion auf unsere mikrochemische Fragestellung darzulegen.

II. Die Reaktion, übertragen auf den lokalisierenden Oxalatnachweis in Pflanzen.

1. Handhabung der Reaktion.

Ich verfuhr hierbei auf drei verschiedene Weisen, die nebeneinander einhergingen und die bereits von Gießler geübt worden sind. Es sind dies:

a) die Behandlung frischer Pflanzenschnitte auf dem Objektträger;

b) das Injektionsverfahren;

c) das Eintauchen des Materials in heißes Reagens.

a) **Objektträgerverfahren.**

Frische Pflanzenschnitte werden auf Objektträgern geprüft. Dieses Verfahren gibt in erster Linie darüber Auskunft, ob in einem Schnitt gelöstes Oxalat überhaupt vorhanden ist oder nicht. Zur Feststellung der Verteilung, zur histologischen Lokalisierung des Oxalats ist es weniger geeignet, weil beim Schneiden das Oxalat aus den angeschnittenen Zellen sich leicht über den ganzen Schnitt verbreitet. Für die genaue Lokalisierung ist daher besser das unter b zu schildernde Injektionsverfahren brauchbar.

Die Schnitte von frischen lebenden Pflanzen wurden vom Rasiermesser direkt oder nach raschem Abspülen in destilliertem Wasser auf den Objektträger in einen Tropfen der Eisenlösung übertragen. Die gewöhnlich gebrauchte Lösung bestand in einer durch Auflösen von 1 g kristallisiertem Eisenvitriol zu 10 ccm bereiteten wäßrigen Lösung, der alsbald einige Tropfen Essigsäure zugesetzt wurden. In anderen Fällen unterblieb das Hinzufügen von Essigsäure. Das Untersuchungsprotokoll ist aber so abgefaßt worden, daß jede Einzelprüfung über das verwendete Reagens Aufschluß gibt. Ebenso ist überall vermerkt worden, ob das frische Präparat erwärmt wurde oder nicht. Meist wurde nämlich, nachdem auf die in der Reaktionsflüssigkeit ausgebreiteten Schnitte das Deckglas aufgelegt war, der Objektträger über der Bunsenflamme erhitzt, um die Schnitte zu töten und so das Eindringen der Flüssigkeit zu erleichtern. Durch das Erwärmen dürfte auch

die in den Interzellularen befindliche Luft verdrängt und damit der Weg für das Reagens freigemacht werden. In der Regel wurde hierauf am Rande des Deckglases noch ein Tropfen kalter Eisenlösung zugegeben. So vorbereitet verblieben die Objektträger in der feuchten Atmosphäre einer in Wasser stehenden Glasglocke ca. $^1/_2$ Tag oder über Nacht. Alsdann waren sie für die mikroskopische Untersuchung geeignet.

In ähnlicher Weise wurde da vorgegangen, wo es sich um die Prüfung ganzer unzerschnittener Thalli, z. B. Algenfäden, handelte. — Das Chlorophyll ward bisweilen durch Extrahieren mit heißem Alkohol entfernt. Als brauchbares Mittel zum Durchsichtigmachen erwies sich Einlegen in Glyzerin.

Auch dort, wo vergleichsweise noch mit Kalziumnitrat (z. B. 1 %) auf Oxalat geprüft wurde, war die äußere Handhabung die soeben beschriebene.

Mitunter ist auch aus den Pflanzenteilen herausgepreßter Saft auf dem Objektträger mittels der Reagentien geprüft worden, mit denen man den Saft leicht eintrocknen läßt.

Was zeigt nun der mikroskopische Befund als für diese Behandlungsart charakteristisches Ergebnis an?

Wie bemerkt, kann man von diesem Verfahren eine strenge Lokalisierung des Oxalats in den zu prüfenden Schnitten kaum erwarten. Nur wo die Gewebe hinsichtlich ihres Oxalatgehalts sehr differenziert sind, kommt dies durch den größeren oder geringeren Gehalt oder das Fehlen des Ferrooxalats in den betreffenden Geweben zum abbildlichen Ausdruck. So konnte in gewissen Fällen der Oxalatgehalt des peripheren Parenchyms stielartiger Organe oder zylindrischer Blätter und zugleich der Mangel an Oxalat in dem zentralen Parenchym der nämlichen Organe festgestellt werden. — Im Zusammenhang mit später Auszuführendem wichtig ist das, was von diesem Verfahren über die Kristallgröße zu sagen ist.

Oberirdische vegetative Teile von *Rumex scutatus* z. B., aus denen Schnitte gefertigt und auf Objektträger in heißer essigsaurer Eisenvitriollösung behandelt worden waren, zeigten das Ferrooxalat außer in sehr kleinen zumeist in etwas größeren Kristallen ausgebildet; die letzteren, zur Messung benutzt, mit folgenden Ausmaßen (Einzelkristalle, größere und kleinere Kantenlänge):

$7 \times 2{,}7\ \mu$ (Mittelwert aus drei Messungen).

Desgleichen Blattstielschnitte von *Rheum undulatum*, Behandlung wie im vorigen Fall, mit Einzelkristallen von Ferrooxalat von:

$7{,}8 \times 4{,}6\ \mu$.

Diese Zahlen stehen den früher genannten, für Reagenzglasfällungen des Ferrooxalats geltenden Maßen (bei Abwesenheit die Reaktion verlangsamender Stoffe) sehr nahe. Die beiden Beispiele waren ganz beliebig ausgewählt. Wir dürfen mithin sagen: Die in Pflanzenschnitten auf Objektträger erzielten Kristallindividuen des Ferrooxalats, aus denen wir auf in den Säften der Pflanze gelöste Oxalate zurückschließen, kommen in ihrer Größe dem im Reagenzglas unter normalen Bedingungen ausfallenden kristallinen Ferrooxalat gleich.

Hierzu ist noch zu bemerken, daß beim Erhitzen der Schnitte die Kristallgröße geringer auszufallen scheint, als in nicht erwärmten, bei Zimmertemperatur sich selbst überlassenen Versuchsanordnungen. Blätter von *Oxalis acetosella* lieferten in erwärmten Schnitten mehr einen Kristallsand von Ferrooxalat; die deutlichen Kristallindividuen waren dagegen in Schnitten ohne vorausgegangene Erwärmung sehr typisch.

Schnitte, in denen auf die beschriebene Weise die gelösten Oxalate in Ferrooxalat übergeführt waren, lassen sich sehr gut als Dauerpräparate aufheben. Man wächst zunächst die Eisenlösung mit destilliertem Wasser und etwas Essigsäure heraus und legt die Schnitte in Glyzeringelatine oder auch in Glyzerin, worauf man (bei Benutzung von Glyzerin) das aufgelegte Deckglas mit Kanadabalsam umrandet, der in Benzol gelöst wurde.

b) **Injektionsverfahren.**

Das Wesen des Injektionsverfahrens ist darin zu sehen, daß unter dem Rezipienten der Luftpumpe aus ganzen Pflanzen und Pflanzenteilen oder ansehnlichen Gewebekomplexen die atmosphärische Luft des Interzellularensystems entfernt und durch Reagenzflüssigkeit ersetzt wird, die alsdann von mehreren Seiten auf die Zelle wirkt und mit dem darin enthaltenen nachzuweisenden Stoff (Oxalat) Umsetzungen eingeht, aus deren Ergebnis (Auftreten von Ferrooxalat) auf den nachzuweisenden Stoff geschlossen werden kann. Das Ideal der exakten Lokalisierung ist erreicht, wenn der Stoff von dem Reagens an der Stelle seines autochthonen Vorkommens festgehalten wird. Bei der Aufgabe, die gelösten Oxalate in der Pflanze zu lokalisieren, wird man sein Ziel als erreicht ansehen, wenn es gelungen ist, die Oxalate innerhalb der zugehörigen Zelle in feste Form zu bringen. Von welchen Bedingungen der Arbeitstechnik dies abhängt, haben wir später zu behandeln.

Hier wollen wir wieder auf die Handhabung des Verfahrens eingehen und dann zeigen, was es im Vergleich mit der „Prüfung der Schnitte auf Objektträger“ leisten kann.

α) Handhabung.

Die mit dem Reagens zu injizierenden Teile werden, je nach dem verfügbaren Raum, zerkleinert (am besten unter destilliertem

Wasser) und abgespült. In der Injektionsflüssigkeit schwimmen sie oben auf, auf Grund ihres Luftgehalts. In vielen Fällen war die Injektionsflüssigkeit zusammengesetzt wie folgt:

Eisenvitriol, krist. . . .	5 g	oder	Mohrsches Salz, krist.	5 g
Essigsäure des Labor.	20 ccm		Essigsäure	20 ccm
aqu. dest.	80 ccm		aqu. dest.	80 ccm

Auch stärkere Ferrolösungen (5—10 % Eisenvitriol), zum Teil mit geringerem Gehalt an Essigsäure, fanden Verwendung. In standfesten zylindrischen Glasgefäßen bringt man das Reagens samt den Objekten unter den Rezipienten der Luftpumpe. Sehr geeignet erwies sich eine Wasserstrahlpumpe.

Welche Vorgänge sind nun bei den Injektionen zu beobachten? Injiziert man z. B. ein abgeschnittenes Stengelstück, so treten bald nach beginnender Evakuation (durch Öffnen des Wasserhahnes der Leitung) aus den Schnittflächen kontinuierlich Luftblasen aus. Der Luftblasenstrom wird stärker, wenn man den Rezipienten und seinen Inhalt erschüttert und durch solches Klopfen die Menisken der Luftblasen zerstört.

Harte Stengelstücke lassen die Luft nur an den Schnittflächen austreten. Bei weichen Stengeln (z.B. *Impatiens parviflora*), wo wenig oder kein Sklerenchym oder Libriform die allseitige Wanderung der Luftblasen im zu injizierenden Gewebekörper aufhält, sieht man die ganze Stengeloberfläche, nicht nur die Schnittflächen, mit Luftblasen bedeckt. Diese sind dann größer als die an den Schnittstellen austretenden, sie werden aus den Spaltöffnungen entlassen und haften sehr stark an, so daß sie durch Klopfen nur schwer zu entfernen sind. In gleicher Weise sieht man diese großen Luftblasen auch aus Blattspreiten beim Evakuieren austreten.

Hat man das Auspumpen während einiger Zeit andauern lassen, so sinken die Pflanzenteile nach und nach auf den Boden des Glasgefäßes, auch wenn der negative Druck unter dem Rezipienten unverändert erhalten oder noch weiter evakuiert wird. Viele Pflanzenteile (Stengel) sinken aber erst unter, wenn der negative Druck innerhalb des Rezipienten durch Einströmenlassen der atmosphärischen Luft aufgehoben wird. Die eigentliche Injektion, d. i. die Ausfüllung des Interzellularenvolumens mit Injektionsflüssigkeit, dürfte erst beim Aufheben des negativen Druckes eintreten; dann sinken die schwerer werdenden Pflanzenteile zu Boden.

Wo man Objekte (gleichgroße Stücke desselben Stengels z. B.) vergleichsweise mit mehreren und zwar verschieden konzentrierten Lösungen nebeneinander injiziert, beobachtet man das Versinken der Objekte nach Aufheben des Unterdrucks immer zuerst in den schwächer konzentrierten Lösungen. Es bedarf mehrmaligen und lange anhaltenden Auspumpens, um

z. B. die gleichen Objekte in den hochkonzentrierten Normal $\left(\frac{n}{1}\right)$- oder $\frac{n}{2}$-Eisenvitriollösungen zum Untersinken zu bringen. Diese Erscheinung dürfte in zwei auf denselben sichtbaren Erfolg hinwirkenden Faktoren ihren Grund haben:

1. konzentriertere Lösungen lassen sich durch Injizieren schwerer einpressen als verdünnte;
2. je konzentrierter die Lösung, desto höher ihr spezifisiches Gewicht, desto größer ihre Tragkraft für die hineingebrachten Körper.

In allen für diese Arbeit verwerteten Fällen wurde das Auspumpen so weit getrieben, daß die Objekte in der Injektionsflüssigkeit schließlich untergesunken waren und keine Luftblasen mehr abgaben.[1]) Die Pflanzenteile verblieben hierauf noch einige Tage (2—4 Tage, bis eine Woche) in der Injektionsflüssigkeit. Erst dann wurde das Auswaschen, unter täglichem Wechseln des Wassers, dem meist einige Tropfen Essigsäure zugegeben waren, vorgenommen. Das Auswaschen war beendet, wenn die Waschflüssigkeit nur noch eine schwache Bläuung mit zugesetzter Lösung von rotem Blutlaugensalz aufwies. Dies wurde als der geeignete Zeitpunkt angesehen, um die Objekte in Alkohol (96 %) überzuführen; hierin verblieben sie mehrere Wochen hindurch zwecks Härtung und waren dann schnittfertig. — Dauerpräparate wie beim Verfahren a.

β) Eigentümlichkeiten des Verfahrens.

Am meisten in die Augen springend und für unseren Zweck von bedeutendem Vorteil ist hier die Kristallgröße, auf die besonders hinzuweisen ist. Schnitte, hergestellt aus injizierten Organen, sind sofort erkennbar an den sehr beträchtlichen Ausmaßen der Ferrooxalatkristalle bzw. Konglomerate. Einige Zahlen mögen das belegen.

Stengelstücke von *Rumex scutatus*, injiziert mit reiner Eisenvitriollösung von der Konzentration $\frac{n}{1}$. Die Schnitte zeigen das Ferrooxalat überwiegend im großzelligen Mark, als Konglomerate und große Einzelkristalle. Mittelwert für größeren und kleineren Durchmesser:

$35 \times 22\ \mu$. — Größte Kristalle (Konglom.): $41 \times 31\ \mu$; $67{,}5\ \mu$.

Bei Injektion des gleichen Objekts mit $\frac{n}{10}$ Eisenvitriol:

M.-W. $49 \times 42\ \mu$. — Höchstwert: $71 \times 67{,}5\ \mu$.

---

[1]) Das Auspumpen der Pflanzenteile wurde auf mehrere (ca. 3) Male verteilt und dauerte je durchschnittlich ununterbrochen 2 Stunden.

Stengelstücke von *Polygonum cuspidatum,* injiziert mit essigsaurer Eisenvitriollösung. Die Schnitte zeigen das Ferrooxalat als Einzelkristalle und als aus wenigen Einzelkristallen bestehende Konglomerate:

Größere und kleinere Kantenlänge von Einzelkristallen: $41 \times 37{,}5\ \mu$.
Konglomerate: $67{,}5 \times 52{,}5\ \mu$.

Überblicken wir diese Zahlen und vergleichen wir sie mit den Befunden früherer Messung, so zeigt sich eine hervorstechende Übereinstimmung mit den Größenmaßen, wie sie erzielt werden konnten, wenn der Ablauf der Reaktion oder richtiger das Ausfallen des Ferrooxalats verzögert wird. Das Ferrooxalat, wie es in injizierten Pflanzenteilen gefunden wird, hat etwa die nämliche Kristallgröße wie sie für die Fällung im Gelatinemedium bestimmt wurde oder auch wie sie bei sehr verlangsamtem Ausfallen aus dem wäßrigen Lösungsgemisch von Eisenvitriol, Natriumacetat, Essigsäure und Ammoniumoxalat sich ergab.

Auf diese Übereinstimmung ist großes Gewicht zu legen. Einerseits nämlich sehen wir hier die Überlegenheit des Injektionsverfahrens im Vergleich mit der Behandlung von Schnitten auf dem Objektträger deutlich zutage treten —, denn je größer die erzielten Kristalle, desto einwandfreier der mit ihnen geführte Nachweis des Oxalats. Es war ja gerade der Nachteil von Gießlers Reagens (Chlorkalzium), daß die Kristalle des Kalziumoxalats zu unbestimmt und zu klein ausfielen.

Für die gute Beobachtung des Dichroismus z. B. muß die Größe der an dem Kristall sichtbaren farbigen Oberfläche eine Rolle spielen. Je größer der Kristall, desto deutlicher ist der Dichroismus wahrnehmbar.

Beziehen wir z. B. die unter a mitgeteilte Kristallgröße $7{,}8 \times 4{,}6\ \mu$ auf eine Rechteckfläche, desgleichen das bei Injektion von *Rumex scutatus* gewonnene Maß $49 \times 42\ \mu$, so erhalten wir $35{,}88\ \mu^2$ im ersten, $2058\ \mu^2$ im zweiten Falle. Die zu beobachtende Kristallfläche ist im zweiten Falle (Injektion) 57,36 mal so groß als im ersten (Behandlung auf Objektträger). Führen wir für die erste Größe die unter a auf *Rumex scutatus* sich beziehende Kristallgröße $7 \times 2{,}7\ \mu$ ein, so erhalten wir das Flächenverhältnis von $2058\ \mu^2 : 18{,}9\ \mu^2$; d. h. mittels des Injektionsverfahrens lassen sich Ferrooxalatkristalle erzielen, deren sichtbare Fläche 108,9mal so groß ist als die jener in Schnitten bei Objektträgerbehandlung gewonnenen Kristalle.

Diese Übereinstimmung der Kristalle von Ferrooxalat, wie sie das Injektionsverfahren einerseits, fällungverzögernde Bedingungen andererseits ergeben, weist uns zweitens die Richtung, in der wir überhaupt zu einem Verständnis des im injizierten Pflanzenteil vor sich gehenden und zum lokalisierenden Oxalatnachweis verwendeten Reaktionsablaufes gelangen können. Nach der Übereinstimmung der Kristallgröße in beiden Fällen werden

wir auch die mit Eisenlösung injizierten Pflanzenteile als Medien betrachten, in denen das Ausfallen des Ferrooxalats gehemmt, verzögert ist. Diese Verzögerung kann aus zwei Komponenten verstanden werden: Erstens werden wir an das kolloidale Medium denken, als das der Pflanzenkörper in Hinsicht der in ihm vor sich gehenden Reaktionen in Rechnung zu ziehen ist; zweitens können die Zellen Stoffe enthalten, die an und für sich die Fällung verzögern oder verhindern (Kohlehydrate usw.). Wenn wir uns später bemühen werden, die Frage der Lokalisierung auf Grund einer analytisch-experimentellen Untersuchung zu entscheiden, so kann dies nach dem Vorangegangenen nur so geschehen, daß wir die Bedingungen fällungverzögernder Medien dabei in den Vordergrund stellen. Besonderes Interesse werden wir dem kolloidalen Medium zuzuwenden haben.

Unsere Frage nach der Lokalisierung der gelösten Oxalate in der Pflanze wird dann zunächst die Frage sein, an welche Bedingungen die Lokalisierung des in einem kolloidalen Medium gelösten Oxalats, das Festlegen dieses Oxalats innerhalb des Mediums mittels zugeführter Reagenzflüssigkeit, geknüpft ist.

Diese Frage wollen wir aber hier noch zurückstellen, um dem Späteren nicht vorzugreifen. Es sollen jetzt nur noch Angaben darüber mitgeteilt sein, welche Lagen das ausgefallene Ferrooxalat in den untersuchten Geweben einzunehmen pflegt.

Ein parenchymatisches Grundgewebe kann z. B. folgende, oft durch Übergänge vermittelte Fälle aufweisen:

1. Das Ferrooxalat liegt innerhalb der Zelle.
2. Das Ferrooxalat ist durch die Zellwandungen hindurchgewachsen, von einer Zelle in die benachbarte.
3. Das Ferrooxalat hat sich in den Interzellularen abgeschieden.

Da wir keinen Grund haben, in den Interzellularen gelöste Oxalate zu vermuten, diese vielmehr im Zellsaft zu suchen sind, werden wir im strengen Sinne nur im Falle 1 von einer genauen Lokalisierung reden können. Fall 3 deutet auf eine Wanderung des Oxalats von seinem ursprünglichen Orte weg hin, und es erhebt sich die Frage, wie diese Wanderung zu verstehen ist und wie sie verhindert werden kann. Indes ist dies Sache eines eigenen Kapitels.

c) Das Eintauchen der Pflanzenteile in heißes Reagens.

Von diesem Verfahren ist oft Gebrauch gemacht worden. Meist wurde es neben dem Injektionsverfahren einhergehend angewendet, aus dem methodischen Interesse einer Vergleichung beider Verfahrungsweisen.

Das Reagens wird man hier stets mit Essigsäure kombinieren, da die reine Eisenvitriollösung beim Erwärmen sehr rasch un-

lösliche Zersetzungsprodukte bildet. Man erhitzt die essigsaure Reagenzflüssigkeit in einem weiten Reagenzglas bis zum Sieden und bringt die Pflanzenteile hinein. Man kann diese auch mit dem Reagens zusammen aufkochen, was sich weniger empfiehlt. Die so behandelten Objekte läßt man ungestört in der erkaltenden Lösung. Nach ca. 1- bis 2 tägigem Einwirken beginnt man mit dem Auswaschen und verfährt im übrigen wie bei den injizierten Objekten angegeben.

Dieses Verfahren hat dem Injektionsverfahren gegenüber den Vorteil leichterer Handhabung und einer gewissen Zeitersparnis. Sein Nachteil wird in folgendem zu suchen sein. Sicherlich werden unter Einwirkung der hohen Temperatur die Gewebe rasch absterben und ihre Säfte gegeneinander diffundieren lassen, und zwar rascher als die von außen eindringenden Reagenzflüssigkeit sie wird erreichen können. Mit anderen Worten: Die Wirkungen der extremen Temperatur werden denen der beabsichtigten chemischen Umsetzung vorhergehen können. Dadurch wird aber eine strenge Lokalisierung a priori zum mindestens in Frage gestellt. — Bedenken anderer Art stellen sich ein, wenn man die naheliegende Möglichkeit in Betracht zieht, daß so heiße saure Lösungen von Ferrosalz bei längerer Wirkungsdauer auf in den Pflanzenteilen vorhandenes Kalziumoxalat lösend einwirken und dann sekundär Ferrooxalat liefern können, das somit geeignet wäre, vom lebenden Gewebe geführtes gelöstes Oxalat vorzutäuschen.

Tatsächlich zeigt aber der mikroskopische Befund nicht so erhebliche Abweichungen, wenn wir injiziertes und durch Eintauchen gewonnenes Material miteinander vergleichen. Die Kristallgröße ist in beiden Fällen oft die gleiche. Doch beobachtet man im heiß behandelten Material auch kleinere Kristalle, die auf beschleunigte Fällung schließen lassen. Wo beide Kristallgrößen gleichzeitig in einem Schnitt zu finden sind, wird man ungleichmäßige Bedingungen anzunehmen haben.

Zusammenfassung.

Vergegenwärtigen wir uns die für die drei Verfahren a, b und c wesentlichen Umstände, so werden wir am meisten das Injektionsverfahren für geeignet halten, eine genaue Lokalisierung der in der Pflanze vorfindbaren gelösten Oxalate herbeizuführen. Das hat aber seinen Grund darin, daß beim Injektionsverfahren die Möglichkeit gegeben ist, die intakte oxalatführende Zelle in ziemlich gleichmäßiger Weise von mehreren Seiten her der Wirkung der Reagenzflüssigkeit zugänglich zu machen.

Diese Wirkung des Reagens auf die Zelle müssen wir jetzt analysieren; wir werden damit die Angriffspunkte zu einer methodischen Begründung des Injektionsverfahrens gewinnen, zugleich die Stützen für eine theoretische Auffassung der Lokalisierung.

2. Methodische Begründung des Injektionsverfahrens.

Vorbetrachtung.

Stellen wir uns eine intakte Parenchymzelle, z. B. eine Grundgewebszelle innerhalb eines mit dem Reagens injizierten Pflanzenteils vor. Die Interzellularen in der Umgebung dieser Zelle sind mit dem Reagens angefüllt. Dieses wirkt also von mehreren Stellen zugleich auf die Zelle. Welcher Art ist diese Wirkung? — Da die verwendeten Eisenlösungen für das Protoplasma immer starke Gifte sind, so muß dieses schnell absterben und kollabieren. Damit sind zunächst für unsere Betrachtung alle jene osmotischen Vorgänge auszuschließen, die für die lebende turgeszente Zelle so bedeutsam sind, wenn von außen Lösungen auf sie wirken. Die Ferrolösung muß also zu den Zellsäften in das Wechselverhältnis einfacher Diffusionsbewegung eintreten: Es wird Reagens in die Zelle hinein-, die Zellsäfte werden aus der Zelle herausstreben. Die einfachen Diffusionsvorgänge spezialisieren und komplizieren sich aber sofort, denn 1. verlaufen sie im kolloidalen Medium, und 2. reagieren die diffundierenden Stoffe beim Zusammentreffen miteinander chemisch, derart, daß sie einen unlöslichen Niederschlag (von Ferrooxalat) erzeugen. Wenn wir also nach den Voraussetzungen fragen, unter denen das gelöste Oxalat des Zellsaftes durch das Reagens innerhalb der Zelle festgelegt, fixiert, d. h. lokalisiert wird, so reduziert sich jetzt diese Frage auf das Problem:

Unter welchen Bedingungen wird eine in einem kolloidalen Medium eingeschlossene kristalloide Lösung durch eine von außen eindiffundierende andere Lösung, mit der sie einen unlöslichen Niederschlag erzeugt, in dem kolloidalen Medium fixiert?

Diese Frage muß sich experimentell in Angriff nehmen lassen. Können wir sie entscheiden, so gewinnen wir zugleich den Schlüssel zu einer experimentellen Prüfung des mikrochemischen Problems der Lokalisierung.

Die methodische Begründung des Injektionsverfahrens hat also zwei gesonderte Fragen zu beantworten. Der Weg dazu ist jedes Mal das Experiment.

Die erste Frage stellt eine physikalisch-chemische Aufgabe. Diese ist, für andere Reaktionsvorgänge und meist in anderen Zusammenhängen, seltener in der von uns angenommenen Fassung, von mehreren Forschern behandelt worden. Von der einschlägigen Literatur wurden mir folgende Arbeiten bekannt.

Speziellere Literatur.

(1) Bechhold, H., Strukturbildung in Gallerten. (Zeitschr. f. physik. Chem. Bd. 52. 1905.)

(2) —, Die Kolloide in Biologie und Medizin. Dresden 1912.

(3) Bechhold, H., und Ziegler, J., Niederschlagsmembranen in Gallerte und die Konstitution der Gelatinegallerte. (Ann. d. Phys. 4. F. Bd. 20. 1906.)

(4) Liesegang, R. Ed., Exogene Fällungen bei der histologischen Färbung. (Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. 31. 1914. Heft 4. 1915.)

(5) Pringsheim, N., Über chemische Niederschläge in Gallerte. (Jahrb. f. wiss. Bot. 28. 1895.)

(6) Stoffel, F., Über Diffusionserscheinungen in festen Colloiden. [Diss.] Zürich 1908.

Allgemeinere Literatur.

(7) Höber, R., Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. Leipzig 1902.

(8) Küster, E., Über Zonenbildung in kolloidalen Medien. Jena 1913.

(9) Morse, H. W., und Pierce, G. W., Diffusion und Übersättigung in Gelatine. (Zeitschr. f. physik. Chem. Bd. 45. 1903.)

(10) Ostwald, Wo., Grundriß der Kolloidchemie. 2. Aufl. 1. Hälfte. Dresden 1911.

Zu den eigenen Untersuchungen wurde ich durch die Arbeit von Liesegang (4) angeregt. Diese berührt sich mit unseren Gedankengängen aufs engste und ist gleichfalls aus der mikrochemischen Praxis hervorgewachsen.

Als Grunderfordernis jeder histologischen Technik bezeichnet Liesegang die Möglichkeit einer homogenen Fixierung oder Färbung eines homogen verteilt gewesenen Stoffes. Dieser Forderung steht die Unmöglichkeit entgegen, ein in einer Gallerte gleichmäßig verteiltes Salz durch eine zweite Lösung, die eindringt, so zu fällen, daß der Niederschlag ebenfalls gleichmäßig verteilt ist. Darin liegt die Schwierigkeit, z. B. lösliche anorganische Stoffe zu lokalisieren, im Unterschied von vielen Eiweiß-, Lipoid- und anderen vielatomigen organischen Stoffen, die sich wenigstens einigermaßen fixieren lassen.

Die Fixierungs- und zugleich Nachweisungsmittel löslicher Salze bewirken nämlich fast immer eine Ortsveränderung dieser Salze. An anderer Stelle (Journ. f. Psychol. u. Neurol. 17. 1910, hier referiert nach der Darstellung bei Bechhold [2] S. 403) hat Liesegang dies an seinen Untersuchungen über die Golgi-Färbung erläutert. Legt man ein Stück Gehirn in Kaliumbichromat, und nachdem es vollkommen durchtränkt ist, in Silbernitrat, so färbt sich ein Teil der Ganglienzellen, in denen sich Silberchromat niedergeschlagen hat, rotbraun. Das Innere der Gehirnsubstanz ist jedoch nie durchgefärbt, trotzdem sich beim ersten Prozeß Kaliumbichromat darin befand und nach der Silberung Silbernitrat darin nachweisen läßt. Der Grund ist der: Kommt das chromierte Hirnstück in das Silbernitrat, so bildet sich in den Außenschichten Silberchromat; das im Innern befindliche Kaliumbichromat diffundiert nach außen, wird dort durch das Silber abgefangen, so daß das Innere an Chromat mehr und mehr verarmt. Schließlich findet das eindringende Silbernitrat kein Reagens mehr vor, und die Mitte des Stücks bleibt niederschlagsfrei.

Andere typische Fälle sind folgende. Das Gallert- oder Gewebestück, in dem ein löslicher Stoff durch Fällung nachgewiesen werden sollte, bleibt selbst ganz niederschlagsfrei: Die ganze Reaktion findet ausschließlich in der umgebenden Flüssigkeit statt. Oder es kann auch ein Niederschlag nur an der Peripherie des Objektes auftreten. (Liesegang [4].)

Von großem Interesse sind nun die hieran anknüpfenden Versuche Liesegangs, die darauf ausgehen, die experimentellen Bedingungen zu ermitteln, durch deren Kenntnis eine Beherrschung der Stelle möglich wird, an der eine Fällung auftreten soll. Liesegang arbeitete mit 5 % wäßriger Gelatinelösung mit einem bekannten Gehalt an Kochsalz, die er in Reagenzgläser einfüllte, erstarren ließ und mit etwas wäßriger Silbernitratlösung von gleichfalls bekanntem Gehalt überschichtete.

Abhängig von dem Konzentrationsverhältnis, in dem die Reagentien jeweils zur Wirkung kamen, erhielt Liesegang drei typische Fälle für die Lage des sich bildenden Chlorsilberniederschlags.

1. Konzentration des $AgNO_3$ ca. 0,2 normal, $>$
,, ,, NaCl ,, 0,1 ,,

Ergebnis: Alles Chlorsilber innerhalb der Gelatine; nur der unterste Teil dieser bleibt frei davon.

2. Konzentration des $AgNO_3$ ca. 0,1 normal, $<$
,, ,, NaCl ,, 0,5 ,,

Alles Chlorsilber in der aufstehenden $AgNO_3$-Lösung.

3. Konzentration des $AgNO_3$ 0,2 normal, $<$
,, ,, NaCl 0,5 ,,

Es entsteht im Laufe von zwei Tagen nur eine sehr dünne, sehr dichte Chlorsilber-Haut an der Oberfläche der Gallerte.

Es entscheidet also das Konzentrationsverhältnis der Reagentien über den Ort, an dem der Chlorsilberniederschlag entsteht. Um das Chlor, wenn auch nicht gleichmäßig verteilt, innerhalb der Gallerte zu fixieren, muß man für eine höhere Konzentration der Silberlösung sorgen.

Allein nicht alle in der Gelatine nach dem Vorgang des Kochsalzes zu verteilenden Stoffe lassen sich nach dieser Vorschrift in der Gallerte fixieren. Denn es kommt nicht allein auf die Konzentration der Reagentien an, sondern auch auf die Geschwindigkeit, mit der sie in der Gallerte diffundieren.

Einen extremen Fall bietet der Nachweis von Phosphaten mittels salpetersaurer Lösung von Ammoniummolybdat. Die in der Gelatine verteilten Phosphate wandern stets nach außen, um hier mit der Molybdatlösung zu reagieren. Deshalb erhält man mit Molybdänlösung nie innerhalb phosphathaltiger Zellen den zu erwartenden Niederschlag, und deshalb ist Ammoniummolybdat für die Lokalisierung der Phosphate in Geweben durch-

aus unbrauchbar. Der Grund dafür ist, daß die Molybdänsäure in der Reagenzflüssigkeit nicht in echter, sondern in kolloidaler Lösung vorliegt und so des Vermögens entbehrt, in der Gallerte oder im Gewebe zu diffundieren[1]). Hier können auch die günstigsten Konzentrationsverhältnisse die vollkommene Ausscheidung des Reaktionsproduktes innerhalb der aufstehenden Lösung nicht hindern.

Nach diesen Erfahrungen Liesegangs (l. c.) war es a priori nicht auszumachen, mit welchem Ergebnis eine experimentelle Prüfung der Frage abschließen möchte, unter welchen Bedingungen in einem kolloidalen Medium eingeschlossene Oxalate durch von außen eindiffundierende Ferrolösung in dem kolloidalen Medium sich fixieren lassen.

Ich habe also diese Frage auf dem Wege des Experiments zu entscheiden gesucht und will jetzt über meine Versuche berichten. Das Ergebnis vorwegnehmend kann ich betonen, daß meine Befunde in bester Übereinstimmung stehen mit dem, was Liesegang in der referierten Untersuchung über die Fixierung des Chlors durch Silberlösung ermittelt hat.

a) Untersuchungen über die Fällung und Fixierung gelöster Oxalate in Gallerte.

α) Versuchsanordnung.

Die Versuche wurden in der ersten Hälfte des Winters 1915 bis 1916 angestellt. In der äußeren Versuchsanordnung schloß ich mich an das von Liesegang (l. c.) eingeschlagene Verfahren an.

Reagenzgläser mittlerer Stärke wurden je auf 10 ccm geaicht. In sie füllte ich mittels 1 ccm-Pipette eine bestimmte bei den einzelnen Versuchen angegebene Menge einer Oxalatlösung von bestimmtem Gehalt (meist 1 ccm). Hierauf wurden die Gläser bis zur Aichmarke mit 5 % wäßriger Gelatine angefüllt und in ein kühles Zimmer gestellt, um das Erstarren der Gallerte zu begünstigen. Nach dem Erstarren ward die Gallerte mit Ferrolösung von bekanntem Gehalt und in abgemessener Menge überschichtet. Um der Zersetzung der Ferrolösung entgegenzuwirken, ist in vielen Fällen als Luftabschluß etwas Benzol darauf gehäuft worden, wonach die Gläser mit Kork verschlossen wurden. Ohne etwas zu ändern und vorzunehmen, verblieben die Gläser an derselben Stelle mehrere Tage hindurch. Die Feststellung der Ergebnisse lag meist 6 Tage nach dem Beginn der Versuche.

Beim Vermischen der Oxalatlösung mit der Gelatine beobachtet man, daß die Gelatine milchig-opak wird. Dies beruht auf dem nicht völlig auszuschließenden Kalkgehalt der Gelatine,

---

[1]) cf. Wo. Ostwald (10), 11, 265 f.

auf der Bildung von unlöslichem oxalsaurem Kalk[1]). Damit ist die eine Fehlerquelle für den quantitativen Charakter der Versuche gegeben: Die Oxalatlösungen kommen nie mit ihrem vollen Gehalt zur Reaktionswirkung. Da, zum mindesten innerhalb jeder einzelnen Versuchsreihe, dieselbe Gelatinelösung verwendet wurde, wird beim Vergleichen die Ungenauigkeit einigermaßen ausgeschaltet. — Eine zweite Fehlerquelle zieht die zersetzliche Natur der Ferrolösungen nach sich: Auch diese kommen nicht mit ihrem vollen Nennwert zur Reaktionswirkung.

Störend ist weiter, sobald man auf messende Vergleichungen ausgeht, das ungleiche Lumen der verfügbaren Versuchsgläser.

Nach diesen Vorbemerkungen wenden wir uns jetzt den Versuchen selbst im einzelnen zu.

Ich begann mit Vorversuchen und legte dann die Hauptversuche in fünf Reihen an.

β) Vorversuche.

Als Reagentien fanden Verwendung: Neutrales Kaliumoxalat und Eisenvitriol. Die Mengen sind aus folgender Tabelle ersichtlich.

Vorversuch Nr.	Die Gallerte (10 ccm) enthält Normallösung von Oxalat	Auf die Gallerte wird aufgeschichtet Normallösung von $FeSO_4 . 7H_2O$
1.	1 ccm	1 ccm
2.	1 ccm	2 ccm
3.	2 ccm	1 ccm
4.	1 ccm	$\frac{n}{10}(FeSO_4 . 7H_2O + CH_3COOH)$ 1 ccm

Die Darstellung der Ergebnisse kann Nr. 1, 2, 3 zusammenfassen. Hier ist die Reaktion und die Ausfällung des Ferrooxalats innerhalb der Gallerte erfolgt. Nur bei 3. läßt sich außerdem etwas Ferrooxalat in der aufstehenden Flüssigkeit aufwirbeln.

Eine solche vom Reagenzglas umschlossene Gelatinesäule bietet folgenden Anblick.

Das ausgefallene Ferrooxalat nimmt immer nur einen Teil der Gallertsäule ein; der untere Teil dieser ist ohne Ferrooxalat, er ist milchig-opak und von der Reaktion unbeeinflußt. Der obere Teil der Gelatinesäule, in dem die Reaktion vor sich gegangen ist und das Ferrooxalat sich ausgeschieden hat, ist im Gegensatz zur unteren Gelatine klar, durchsichtig, hyalin und orangefarbig. Hier fehlt das die Trübung der unteren Partie verursachende Kalziumoxalat.

---

[1]) Anweisungen zur Reinigung der Gelatine bei Bechhold (2), 96 ff., und bei Morse und Pierce (9).

Über die Größe der Ferrooxalatkristalle sind bereits früher Zahlen mitgeteilt worden. Die Kristalle, meist Konglomerate, die aus wenigen oder vielen großen Einzelkristallen bestehen (s. Abb. 2), sind um so häufiger und dichter gedrängt, je mehr sie der oberen Grenzfläche der Gelatinesäule genähert sind; in demselben Verhältnis nimmt aber ihre Größe ab. Die Kristalle werden also um so spärlicher und größer, je tiefer sie in die Gelatine vorgeschoben sind[1].

Im Falle des Vorversuchs 2 nimmt die Kristallgröße von oben nach unten zu

von $64 \times 37{,}5\ \mu$ bis $195 \times 180\ \mu$.



Abb. 2.
Konglomerate (Sphärolithe) von Ferrooxalat. Gelatinefällung des Vorversuchs 2. Vergr. 325.

Es muß hervorgehoben werden, daß diese am tiefsten gelegenen größten Kristallgebilde bereits nicht mehr in der hyalinen Gallertschicht gelegen, sondern schon in der opaken unteren Gelatine eingeschlossen sind. Vorversuch 2 z. B. zeigt dies mit großer Deutlichkeit. Aus diesem Grunde fallen die hyaline und opake Gallertzone einerseits und die von der Reaktion betroffene und die reaktionsfreie Gallertzone andererseits nicht zusammen. Die Reaktion erstreckt sich eben noch auf den obersten Teil der opaken Zone, wo sie allmählich abklingt. Im Versuch 3 kommt dies so zur Geltung, daß die Ferrooxalatfällung

[1]) Über analoge Erscheinungen cf. Küster (8), 51.

aus der davon erfüllten hyalinen Zone nur noch auf etwa 1 mm in die opake Zone hineinreicht und mit scharfer Begrenzung nach unten hier aufhört.

In allen Fällen ist die Dicke der von der Reaktion betroffenen Gallertschicht, sowie die Höhe des reaktionsfreien Anteils, d. h. der nach Abzug der ersten Schicht übrig bleibenden Gelatinesäule gemessen worden. Folgende Übersicht stellt die für 1, 2 und 3 gewonnenen Maße zusammen.

Vorversuch Nr.	Dicke der Reaktionsschicht: cm	Höhe der Gelatine-Säule ohne Reaktion: cm	Summe beider Maße: cm [1])
1.	2,0	3,6	5,6
2.	2,4	4,0	6,4
3.	1,0	4,6	5,6

Nehmen wir jetzt noch das Ergebnis des Versuchs 4 hinzu. Hier hat sich an der Grenze von Gelatine und aufstehender Ferrolösung eine 1—2 mm dicke gelbe Schicht von Ferrooxalat gebildet, das sich beim Schütteln zum großen Teil aufwirbeln läßt. Im übrigen ist die Gallertsäule von der Reaktion unberührt geblieben. Die Reaktion und die Ausfällung des Ferrooxalats ist hier also zum großen Teil außerhalb der Gallerte, an ihrer Oberfläche vor sich gegangen[2]).

Zu einer einheitlichen Auffassung dieser vier Versuche gelangen wir, wenn wir uns die Konzentrationen vergegenwärtigen, mit denen die beiden Reagentien jeweils aufeinander wirken. Das in der Gelatine verteilte gelöste Oxalat wird durch die Gelatine auf $\frac{1}{10}$ seiner anfänglichen Konzentration verdünnt. Folgende Übersicht zeigt die Konzentrationsverhältnisse in 1, 2, 3, 4.

Vorversuch Nr.	Konzentration des Oxalats in der Gallerte	Konzentration der aufgeschichteten $FeSO_4 . 7H_2O$-Lösung	Verhältnis beider Konzentrationen, Fe : Ox.
1.	$\frac{n}{10}$	n	10 : 1
2.	$\frac{n}{10}$	n	10 : 1
3.	$\frac{2 . n}{10} = \frac{n}{5}$	n	5 : 1
4.	$\frac{n}{10}$	$\frac{n}{10}$	1 : 1

[1]) Die Unterschiede in dieser Spalte folgen aus der verschiedenen Weite der Versuchsgläser.

[2]) Die spätere Wiederholung dieses Versuchs (Reihe III $\frac{n}{10}$) mit etwas anderem Ergebnis s. u.

Der Vergleich dieser Konzentrationsverhältnisse mit den zugehörigen Untersuchungsbefunden lehrt, daß mit abnehmendem Verhältnis der Konzentration von Ferro- und Oxalatlösung auch die Dicke der Reaktionszone abnimmt. Diese kann sogar auf einen schmalen Streifen reduziert werden, und dabei kann ein erheblicher Teil des Ferrooxalats außerhalb der Gallerte ausfallen.

Es galt nun, diese Untersuchungen in einem etwas weiteren Umfange fortzuführen, mit einigen Variationen der gewählten Bedingungen.

γ) Hauptversuche.

Die folgenden fünf Reihen unterscheiden sich gegenseitig dadurch, daß die einander zugeordneten Konzentrationen der Ferro- und der Oxalatlösung abwechselnd konstant erhalten, bezw. variiert werden; außerdem finden essigsaure Ferrolösungen und Kleesalzlösungen Verwendung. Wir geben nacheinander in Übersichten Versuchsanordnung und Maße jeder einzelnen Reihe, heben das für jede Charakteristische hervor und wollen am Schluß zu einer allen Untersuchungsbefunden gerecht werdenden einheitlichen Auffassung fortschreiten.

Reihe I. 16.—22. Nov. 1915.

Neutrales K-Oxalat in 5 % Gelatine. Konzentration (10 ccm)	1 ccm $FeSO_4 . 7H_2O$ normal, in der ganzen Reihe konstant			
	Dicke der Reaktionsschicht cm	Dicke der reaktionsfreien Gallerte cm	Summe cm	Bemerkungen
$\frac{n}{10}$	2	4	6	In der aufstehenden Flüssigkeit Spuren von Ferrooxalat. — Wiederholt Vorversuch 1.
$\frac{n}{20}$	2,7	2,8	5,5	In der aufstehenden Flüssigkeit kein Ferrooxalat.
$\frac{n}{30}$	1,5	5,1	6,6	Die Ferrooxalat-Fällung setzt sich nicht unterhalb der hyalinen Gallerte fort. Reaktionsschicht und hyaline Gallerte einerseits, reaktionsfreie und opake Gallerte andererseits fallen hier somit zusammen. — In der aufstehenden Flüssigkeit kein Ferrooxalat.
$\frac{n}{40}$	1,1	4,8	5,9	Wie vor.
$\frac{n}{60}$	1,0	5,9	6,9	Wie vor.
$\frac{n}{100}$	1,3	4,4	5,7	Wie vor.

Reihe I zeigt die Abhängigkeit des Versuches von einem wechselnden Oxalatgehalt der Gallerte. In allen 6 Fällen wurde das Oxalat innerhalb der Gallerte fixiert. Besonders deutlich tritt dabei innerhalb der Reaktionsschicht die quantitative Abnahme des gebildeten Ferrooxalats mit abnehmender Konzentration des Kaliumoxalats in die Erscheinung, wie die sichtliche Verminderung der Niederschlagsdichte lehrt. Von $\frac{n}{30}$ ab beschränkt sich die Ferrooxalatfällung auf den hyalinen Gelatineanteil, im Gegensatz zu $\frac{n}{10}$ und $\frac{n}{20}$, wo das gelbe Ferrooxalat in den opaken Gelatineanteil vordringt. Die Dicke der Reaktionsschicht nimmt anfangs (von $\frac{n}{10}$ nach $\frac{n}{20}$) zu, später ab.

Reihe II. 18.—24. Nov. 1915

1 ccm $FeSO_4 . 7H_2O$. Konzentration	Neutrales K-Oxalat in 5 % Gelatine. Konzentration (10 ccm) in der ganzen Reihe konstant $\frac{n}{10}$.			
	Dicke der Reaktionsschicht cm	Dicke der reaktionsfreien Gallerte cm	Summe cm	Bemerkungen
n	1,9	3,5	5,4	In der aufstehenden Flüssigkeit Spuren von Ferrooxalat. — Wiederholt Vorversuch 1 und Reihe I $\frac{n}{10}$.
$\frac{n}{2}$	1,0	4,3	5,3	In der aufstehenden Flüssigkeit Spuren von Ferrooxalat.
$\frac{n}{3}$	0,8	5,1	5,9	Wie vor.
$\frac{n}{4}$	0,55	5,4	5,95	Wie vor.
$\frac{n}{6}$	0,3	4,8	5,1	Wie vor.
$\frac{n}{10}$	0,3	5,9	6,2	Wie vor.

Reihe II zeigt die Abhängigkeit des Versuches von einer wechselnden Konzentration der auf die Gallerte geschichteten Ferrolösung. In allen 6 Fällen ging die Reaktion innerhalb der Gallerte vor sich, von Spuren des Ferrooxalats in der aufstehenden Flüssigkeit abgesehen. Charakteristisch ist das kontinuierliche Abnehmen der Dicke der Reaktionsschicht mit abnehmender

Konzentration der Ferrolösung. Es entspricht also dem kleineren Verhältnis der Konzentrationen von Ferrolösung und zugeordneter Oxalatlösung die geringere Dicke der Reaktionsschicht.

Im Unterschied gegen Reihe I ist folgendes hervorzuheben. Von $\frac{n}{2}$ beginnend macht sich in der Reaktionsschicht eine Reduktion des hyalinen (oberen) Gelatineanteils bemerkbar, zugunsten des milchig-opaken Anteils, der bei $\frac{n}{6}$ und $\frac{n}{10}$ allein als Reaktionsschicht übrig bleibt. Dabei nimmt die Dichte des Ferrooxalatniederschlages mit abnehmender Dicke der Reaktionsschicht für den Augenschein kaum ab.

Reihe III. 19.—25. Nov. 1915

1 ccm ($FeSO_4 . 7H_2O$ + CH_3COOH). Konzentration	Neutrales K-Oxalat in 5 % Gelatine. Konzentration (10 ccm) in der ganzen Reihe konstant $\frac{n}{10}$.			
	Dicke der Reaktionsschicht cm	Dicke der reaktionsfreien Gallerte cm	Summe cm	Bemerkungen
n	1,9	2,9	4,8	—
$\frac{n}{2}$	0,9	3,4	4,3	—
$\frac{n}{3}$	0,8	4,2	5,0	—
$\frac{n}{4}$	0,55	4,4	4,95	—
$\frac{n}{6}$	0,4	4,3	4,7	—
$\frac{n}{10}$	0,25	4,6	4,85	Wiederholt Vorversuch 4. Jedoch ist in beiden Fällen nicht dieselbe Ferrolösung verwendet worden. Die Ferrolösung von Vorversuch 4 war durch stärkere Zersetzung geschwächt.

Reihe III weicht in der Versuchsanordnung von Reihe II allein durch Verwendung von Essigsäure beim Herstellen der Normallösung des Eisenvitriols ab.

Zusammensetzung der Normallösung von Eisenvitriol:

$FeSO_4 . 7H_2O$ . . . . . 13,9 g
CH_3COOH des Labor. . 10 ccm
aqu. dest. . . . . . . bis 100 ccm aufgefüllt.

Die Übereinstimmungen des Ergebnisses mit dem für Reihe II Mitgeteilten liegen deutlich zutage. In allen 6 Fällen ging die Reaktion innerhalb der Gallerte vor sich, und die aufstehende Flüssigkeit ist hier frei von Ferrooxalat. Die Dicke der Reaktionsschicht nimmt mit der Konzentration der essigsauren Ferrolösung ab. Die Reduktion des hyalinen Anteils der Reaktionsschicht zugunsten des milchig-opaken Anteils ist hier noch stärker ausgesprochen. Nur im Falle *n* kann m. E. von einer hyalinen Zone die Rede sein. Von $\frac{n}{2}$ ab ist die Reaktion gänzlich in einer undurchsichtigen Gallertschicht vor sich gegangen.

Das Reaktionsbild ist hier, von $\frac{n}{2}$ beg nnend, durch intensiv zitronengelbe Färbung ausgezeichnet, im Unterschied zur Orangefärbung in den früheren Versuchen. Dieser Farbenunterschied wird bei Verwendung von Essigsäure allgemein beobachtet.

Die Dichte des gefällten Ferrooxalats vermindert sich, in Analogie mit Reihe II, bei abnehmender Dicke der Reaktionsschicht für den Augenschein nur wenig.

Reihe IV (a, b). 20.—26. Nov. 1915

Kleesalz in 5 % Gelatine Konzentration (10 ccm)	Für Unterreihe a ist konstant: 1 ccm $FeSO_4 \cdot 7H_2O$ normal Für Unterreihe b ist konstant: 1 ccm ($FeSO_4 \cdot 7H_2O$ + CH_3COOH) normal			
	Dicke der Reaktionsschicht cm	Dicke der reaktionsfreien Gallerte cm	Summe cm	Bemerkungen
a) $\frac{n}{40}$	(Makroskop.) 3	(Makroskop.) 1,1	4,1	Die mikroskopische Prüfung zeigt, daß Spuren des gefällten Ferrooxalats fast bis auf den Grund der Gallerte herabreichen.
$\frac{n}{60}$	—	—	—	Es ist kein Ferrooxalat ausgefallen. Die Gallerte ist auf eine Strecke hin orange gefärbt.
$\frac{n}{100}$	—	—	—	
b) $\frac{n}{40}$	Wie a) $\frac{n}{40}$			
$\frac{n}{60}$	—	—	—	Kein Ferrooxalat ausgefallen. Gallerte rötlich angefärbt
$\frac{n}{100}$	—	—	—	

Reihe IV nimmt die Versuchsanordnung von I wieder auf, mit der Abänderung, daß jetzt an Stelle des neutralen Kaliumoxalats Kleesalz verwendet wird[1]). Die Unterreihen a) und b) unterscheiden sich durch Einführung von Essigsäure in b). Zusammensetzung der essigsauren Normallösung des Eisenvitriols wie in Reihe III. Die Befunde in a) sind ähnlich denen der Reihe I. Die quantitative Abnahme des gebildeten Ferrooxalats mit abnehmender Konzentration des Kleesalzes übertrifft jedoch die analogen Verhältnisse bei I: Für $\frac{n}{60}$ und $\frac{n}{100}$ ist in beiden Unterreihen kein Ferrooxalat mehr nachweisbar.

Reihe V. 27. Nov.—3. Dez. — 9. Dez.—15. Dez. 1915

$FeSO_4 . 7H_2O$ 10 ccm Konzentration	Konstant 10 ccm 5 % Gelatine mit einem Gehalt an neutralem K-Oxalat von 1 . n			
	Dicke der Reaktionsschicht cm	Dicke der reaktionsfreien Gallerte cm	Summe cm	Bemerkungen
n	0,7	3,8	4,5	Reaktionsschicht scharf begrenzt. In der aufstehenden Flüssigkeit kein Ferrooxalat.
$\frac{n}{5}$	—	—	—	Ferrooxalat ganz außerhalb der Gallerte, dieser als 0,2 cm hohe Schicht aufgelagert, läßt sich beim Schütteln in der aufstehenden Flüssigkeit aufwirbeln. Innerhalb der Gallerte kein kristallines Ferrooxalat. Die Gallerte ist auf eine Strecke grünlich-gelb verfärbt.
$\frac{n}{10}$	—	—	—	Ferrooxalat ganz außerhalb der Gallerte, als orangefarbiger 0,8 cm dicker Ring am Glase über der Gallerte abgesetzt und in zarten gelben Streifen sich nach oben weiterziehend. Sehr große Kristalle von Ferrooxalat. Innerhalb der Gallerte kein kristallines Ferrooxalat. Gallerte etwas grünlich-gelb angefärbt.

[1]) Kleesalz ist meist ein Gemenge aus saurem oxalsaurem Kali ($C^2 O_4 . HK + H^2 O$) und übersaurem oxalsaurem Kali ($C^2O_4 . HK . C^2O_4 . H^2 + 2 H^2O$). (Schmidt, l. c. Beilstein, l. c.)

Reihe V. 27. Nov. — 3. Dez. — 9. Dez. — 15. Dez. 1915.

$FeSO_4 \cdot 7H_2O$ 10 ccm Konzentration	Konstant 10 ccm 5 % Gelatine mit einem Gehalt an neutralem K-Oxalat von 1 . n			
	Dicke der Reaktionsschicht cm	Dicke der reaktionsfreien Gallerte cm	Summe cm	Bemerkungen
$\frac{n}{20}$	—	—	—	Wie vor. Das gebildete Ferrooxalat hat sich in ca. 3 cm langen Streifen an die Glaswand angesetzt und fällt bei Erschütterung von der Glaswandung in zusammenhängenden Massen ab. Sehr große Kristalle von Ferrooxalat. Gallerte auf eine Strecke schwach gelblich.
$\frac{n}{30}$	—	—	—	Wie vor.
$\frac{n}{40}$	—	—	—	Wie vor. Ferrooxalat in nur spärlicher Menge.

Reihe V setzt die Versuchsanordnung der Reihe II fort. Der Oxalatgehalt der Gallerte $\left(\frac{n}{1}\right)$ beträgt hier das 10 fache des in II konstanten Gehalts von $\frac{n}{10}$. Dazu sind 100 ccm einer Normallösung von neutralem Kaliumoxalat so hergestellt worden, daß in ihr zugleich 5 g Gelatine gelöst waren. Von dieser 5 % Gelatine wurden je 10 ccm in die Versuchsgläser gefüllt. Nach dem Erstarren Überschichtung der Gallerte mit je 10 ccm der Ferrolösung von variablem Gehalt.

Reihe V zeigt also die Abhängigkeit des Versuches von einer bisher nicht angewendeten hohen Konzentration des Oxalats in Verbindung mit den gewöhnlichen und niedrigeren Konzentrationen der Ferrolösung. Das Verhältnis der Konzentrationen von Ferrolösung und zugeordneter Oxalatlösung sinkt hier auf Werte herab, wie sie in den früheren Versuchen nicht vorkamen. Dem entspricht, daß von $\frac{n}{5}$ ab nur noch Außenreaktion festgestellt werden kann. Bei dieser und den folgenden Konzentrationen der Ferrolösung wird von dem in der Gelatine verteilten Oxalat nichts mehr in der Gallerte fixiert.

Einzelheiten sind in der Übersicht verzeichnet. Bemerkenswert ist, daß von $\frac{n}{20}$ die Menge des gebildeten Ferrooxalats mit der Konzentration der Ferrolösung sichtlich abnimmt.

δ) Herausstellung des Ergebnisses.

Zu welchem Gesamtergebnis lenken nun die im Vorangehenden mitgeteilten Untersuchungsbefunde hin und was bedeutet und leistet dieses Ergebnis für unsere Fragestellung? — Diese richtete sich darauf, experimentell zu ermitteln, „unter welchen Bedingungen in einem kolloidalen Medium eingeschlossene Oxalate durch von außen eindiffundierende Ferrolösung in dem kolloidalen Medium sich fixieren lassen". (S. 285.)

Stellen wir die gewonnenen Beobachtungen zusammen, so ergibt sich:

1. Die Vorversuche 1, 2, 3 und die Reihen I bis IV einschließlich V*n* stimmen darin überein, daß die Fällung des Ferrooxalats innerhalb der Gallerte erfolgt ist, das gelöste Oxalat also in der Gallerte fixiert worden ist.
2. In Reihe V ist von $\frac{n}{5}$ ab die Bildung des Ferrooxalats außerhalb der Gallerte, in der aufstehenden Ferrolösung vor sich gegangen, von dem gelösten Oxalat ist nichts in der Gallerte fixiert worden.

Vorversuch 4 vermittelt zwischen diesen beiden Typen.

Welches Reaktionsbild verwirklicht wird, hängt aber nach allen Erfahrungen von der Konzentration der aufeinander wirkenden Reagentien ab: In allen Fällen von Innenreaktion, von Fixierung des Oxalats in der Gallerte (1), überwiegt die Konzentration der Ferrolösung die der Oxalatlösung; mindestens muß in der Versuchsanordnung Gleichheit beider Konzentrationen gewählt werden, was aber im Gefolge der genannten Fehlerquellen (S. 286) praktisch niemals realisiert ist. — In allen Fällen von Außenreaktion (2) ist die Ferrolösung schwächer konzentriert als die Oxalatlösung.

Dies kann man auch so ausdrücken. Das typische Bild der Fällung wird wesentlich bestimmt von dem Konzentrationsverhältnis der reagierenden Stoffe, von dem Quotienten der Konzentration von Ferro- und zugeordneter Oxalatlösung (Fe : Ox.).

1. Das gelöste Oxalat wird in der Gallerte fixiert, wenn der Wert des Konzentrationsquotienten (Fe : Ox.) durch die Versuchsanordnung auf > 1 gesetzt worden ist.

Die Vorversuche und die Reihen II und III zeigen, daß mit abnehmendem Konzentrationsquotienten zugleich die Dicke der von dem gefällten Ferrooxalat eingenommenen Gallertschicht (Reaktionsschicht) abnimmt[1].

[1]) Es bleibt festzustellen, wieweit die der Konzentrationsabnahme parallelgehende absolute Abnahme des Ferrosulfats hierbei mitspricht.

2. Das gelöste Oxalat wird in der Gallerte nicht fixiert, wandert aus dieser aus, wenn der Konzentrationsquotient (Fe : Ox.) < 1 gewählt worden ist.

Gibt man also unter Beobachtung dieser Beziehungen der Ferrolösung die geeignete Konzentration, so kann man das Oxalat in der Gallerte fixieren, wenn auch nicht in der ursprünglichen gleichmäßigen Verteilung.

Dieses Ergebnis steht in sichtlicher Übereinstimmung mit Liesegangs Erfahrungen über die Fixierung des Chlors in Gelatine mittels Silberlösung: Dort muß die höhere Konzentration auf seiten der aufgeschichteten Silberlösung sein, wenn das entstehende Chlorsilber innerhalb der Gallerte ausfallen soll.

ε) Theoretisches.

Wir wollen nun versuchen, für diese Gesetzmäßigkeit eine breitere Grundlage zu gewinnen. Eine solche glaube ich in den auf ähnlicher Versuchsgrundlage fußenden Ausführungen der Arbeiten von N. Pringsheim (5) und Bechhold und Ziegler (2, 3) gefunden zu haben. Die wesentlichen Beobachtungen und Gedanken sind schon in der Arbeit von Pringsheim enthalten.

Pringsheim bediente sich einer Vorrichtung, die er „Kinetometer" genannt hat. Dieses besteht aus einem Glasrohr mit Millimeterteilung, an das sich als an das horizontale Mittelstück rechts und links je ein vertikaler Schenkel ansetzen läßt. Das Mittelstück wird mit Gelatine erfüllt, in die seitlichen Schenkel werden die reagierenden Flüssigkeiten gebracht, die in die Gallerte des Mittelstücks diffundieren und hier den für sie bekannten Niederschlag erzeugen. Durch diese Versuchsanordnung war es Pringsheim ermöglicht, das Wachstum verschiedener auf solche Weise in Gallerte entstandener Niederschläge zu studieren.

Er fand, daß diese Niederschläge in die Dicke zunehmen, doch nie nach beiden Seiten, also entweder nach rechts oder nach links. Das Wachstum ist immer ein einseitiges. Der einseitig wachsende Niederschlag kann aber sein Wachstum schon sofort oder kurze Zeit nachdem es begonnen hatte, beschließen (begrenztes Wachstum), oder er kann ununterbrochen weiterwachsen (unbegrenztes Wachstum). (Pringsheim l. c., 3 ff.)

Richtung und Dauer des Wachstums fand Pringsheim abhängig von den Konzentrationen, mit denen die reagierenden Lösungen aufeinander wirken. Bei geringer Differenz in den Molekularkonzentrationen der einander begegnenden Diffusionsströme entstehen Niederschläge mit begrenztem, bei größerer Molekulardifferenz solche mit unbegrenztem Wachstum (l. c. 14). Die Richtung des Wachstums wird von der „molekular mehrwertigen" Lösung — so drückt Pringsheim dies aus — bestimmt: „Der molecular mehrwerthige Diffusionsstrom geht durch den Niederschlag zu dem molecular minderwerthigen über" (l. c. 13). „Molekular gleich-

wertig" nennt Pringsheim Lösungen, die „äquiproportional konzentriert", in gleichem Verhältnis konzentriert sind, d. h. die in ihrer relativen Konzentration für die Bildung des Niederschlages, der aus ihnen entsteht, gerade gesättigt sind, bei denen bei der Bildung des Niederschlages weder in der einen noch in der anderen ein Rest von Molekülen zurückbleibt. Bei jeder eintretenden Verdickung des Niederschlages tritt die eine Lösung durch den vorhandenen Niederschlag hindurch zu der anderen hinüber und bildet mit dem anderen Diffusionsstrom eine neue Lage von Niederschlagsmolekülen, die sich als jüngste Schicht an die älteren Niederschlagsschichten anlegt (l. c. 9).

Neben dem Konzentrationsverhältnis muß auch die Diffusionsgeschwindigkeit in Betracht gezogen werden, die jeweils für die beiden reagierenden Stoffe sehr verschieden sein kann. Deshalb sind auch „äquiproportionale" Lösungen, was die Niederschlagsbildung angeht, nicht gleichwertig — ihre Niederschläge sind nie von unmeßbarer Dünne, sondern verdicken sich mehr oder weniger und zeigen durch ihre Wachstumsrichtung die überwiegende Lösung an (l. c. 17 f.).

Bechhold und Ziegler (3) haben diese Untersuchungen Pringsheims wieder aufgenommen und weitergeführt.

Die Verfasser imprägnierten Gelatine mit Silbernitrat oder Chlorbarium, füllten die geschmolzenen Lösungen in Reagenzgläser und überschichteten sie nach dem Erstarren mit einer geschmolzenen Gelatinegallerte, die Chlornatrium bezw. Natriumsulfat enthielt. Zuweilen war zwischen die beiden Salzgallerten noch eine Zwischenschicht reiner Gelatine geschoben. An den Berührungsstellen entstanden Membranen von Chlorsilber bezw. Bariumsulfat, die aber für die beiderseitigen Salzlösungen durchlässig waren, denn die Membranen wuchsen in der Richtung des höheren osmotischen Drucks, d. h. in die Lösung mit geringerem osmotischen Druck hinein. War z. B. die Silbernitratlösung konzentrierter, so diffundierte diese durch die Membran hindurch und der Niederschlag wuchs in die Chlornatriumgelatine hinein —, war diese konzentrierter, so erfolgte das Umgekehrte. Bei Gleichheit des osmotischen Drucks auf beiden Seiten entstand eine ganz dünne Membran, die aber genügte, die Diffusion der beiden Salze vollkommen zu hindern (2, 52 und 3, 900 ff.).

Es gibt also die Bildung eines Niederschlages der Weiterentwicklung der Vorgänge in einer Gallerte eine Richtung, während Stoffe, die keine Niederschlagsmembran bilden, unbehindert durcheinander diffundieren und sich mit der Zeit vollkommen mischen (2, 241). Das bei größerer Differenz der Molekularkonzentrationen statthabende „unbegrenzte" Wachstum des Niederschlages hört erst auf, wenn eine der Lösungen sich völlig in der Niederschlagsbildung erschöpft hat (Pringsheim l. c. 3 ff.).

Ziehen wir aus diesen Untersuchungsergebnissen von Pringsheim sowie von Bechhold und Ziegler die An-

wendung auf unsere Ermittelungen über die Fällung und Fixierung gelösten Oxalats durch Ferrolösung im kolloidalen Medium, so müssen wir sagen, daß die eignen Beobachtungen, ebenso wie die Liesegangs (4), sich als Sonderfall der allgemeinen von Pringsheim zuerst formulierten Gesetzmäßigkeit des „Pringsheim-Phänomens"[1]) begreifen lassen, sich ihr unterordnen.

Im Anschluß an die neuere Fassung von Bechhold und Ziegler werden wir in dem osmotischen Druck die Bedingung sehen, von der die verschiedenen Typen des Fällungsbildes beherrscht sind.

Überwiegt der osmotische Druck in der Ferrolösung, so entsteht und wächst die Fällung von Ferrooxalat innerhalb der Gallerte, also in die Lösung mit geringerem osmotischen Druck hinein. Damit ist die Bedingung für die Fixierung des Oxalats in der Gallerte ausgesprochen. — Überwiegt der osmotische Druck in der Oxalatlösung der Gallerte, so beobachten wir alles Ferrooxalat in der aufstehenden Ferrolösung, in die das Oxalat eindiffundierte als in die Lösung von geringerem osmotischen Druck.

ζ) Technisches.

Von arbeitstechnischem Interesse ist an diesen Versuchen das Folgende.

Man kann die vom Reagenzglas umschlossenen Gallertsäulen für eine nähere Untersuchung gewinnen, entweder durch behutsames Zerbrechen der Gläser oder durch vorsichtiges und kurzes Erwärmen der Gläser mit der Gallerte in heißem Wasser bis zum Erweichen des Randes, worauf aus dem umgekehrten Glase der Gallertzylinder bei leichtem Aufstoßen herausfällt (Bechhold 2, 98). Bechhold und Ziegler kleideten auch das Reagenzglas innen mit einer Hülse von Pergament- oder Fettpapier aus, in die sie die Gelatine eingossen, um jene nach Beendigung des Versuchs mit dem Gallertzylinder aus dem Glase herauszuziehen (l. c.).

Da die Reaktionsschichten der Gallertsäulen durch die verschiedenen bei der Reaktion auftretenden Stoffe in ihrem Schmelzpunkt beeinflußt werden können, führt das Anwärmen der Gläser oft zum Schmelzen der unteren reaktionsfreien Partien zu einem Zeitpunkt, wo die Reaktionszone noch nicht von der Glaswandung sich ablöst. So läuft man leicht Gefahr, das Artefakt zu verlieren.

Die herauspräparierte Gallertsäule kann man weiter mit Formalin härten und in diesem Zustande aufbewahren. Es ist dann sehr leicht, aus der harten Masse mit dem Rasiermesser Schnitte herzustellen, an denen man durch mikroskopische Untersuchung manche Einzelheiten feststellen kann, die für die Auffassung der Vorgänge Bedeutung besitzen. Man stellt so durch

---

[1]) Küster (8), 10.

Messung z. B. die Kristallgrößen fest oder kann sehr genau den Punkt bestimmen, bis zu dem Kristalle in die Gallerte vorgeschoben sind. Auf dem Studium solcher Längsschnitte beruhen einige der unter den speziellen Angaben mitgeteilten Befunde.

Ich stellte auch Dauerpräparate aus diesen Längsschnitten her, indem ich sie auf dem Objektträger in ein Gemisch von Glyzerin und Formalin (1 : 1) einbettete, mit dem Deckglas bedeckte und einen Rand von Kanadabalsam darumzog.

Überleitung zur zweiten Frage.

Es gilt nun, das für die Fixierung gelösten Oxalats in Gallerte gewonnene Ergebnis für das Problem der Lokalisierung der in der Pflanze enthaltenen Oxalate fruchtbar zu machen. Wir wenden uns also zur zweiten Frage, die wie auseinandergesetzt, von unserer methodischen Prüfung des Injektionsverfahrens zu behandeln ist (S. 282).

Diese Frage lautet, bestimmt gefaßt: Entscheidet auch dort, wo es darauf ankommt, in einem mit Ferrolösung injizierten Gewebe die von gewissen Zellen geführten Oxalate als Ferrooxalat festzulegen, die Konzentration der reagierenden Stoffe darüber, ob das Ferrooxalat innerhalb oder außerhalb der betreffenden Zellen erscheint?

Eine genaue mikrochemische Lokalisierung ist nur dann bewirkt, wenn es gelungen ist, die Oxalate innerhalb der zugehörigen Zellen zu fixieren.

Die Beantwortung jener Frage konnte wieder nur der Weg des Experiments ergeben.

Dabei mußte es aber von großer Bedeutung sein, über die Vorfrage Klarheit zu gewinnen, ob denn die physikalischen Bedingungen in einem aus Zellen aufgebauten Gewebe einer höheren Pflanze sich ohne weiteres mit denen der homogenen Gallerte in den vorangegangenen Reagenzglasversuchen vergleichen lassen. Mit der Entscheidung dieser Vorfrage werden wir den Übergang gewinnen von jener allgemeinen physikalisch-chemischen Untersuchung zur experimentellen Behandlung der Hauptfrage. Ehe wir untersuchen, ob sich in den Grenzen unserer Betrachtung eine oxalatführende Zelle möglicherweise einer mit Oxalat imprägnierten Gallertsäule gleichsetzen läßt, wollen wir prüfen, ob ein aus Zellen aufgebauter Gewebekörper, den wir künstlich gleichmäßig mit Oxalat durchtränken, mit einer solchen Gallertsäule übereinstimmt.

b) Entscheidung der Vorfrage.

Die notwendigerweise zu erfüllende Vorbedingung für eine solche Vergleichung war, die zum Versuch verwendeten Gewebekörper möglichst gleichmäßig mit der Oxalatlösung zu durchtränken, um in dieser Hinsicht den Verhältnissen der Gallertsäule zu entsprechen.

Am geeignetsten mußten also Pflanzenteile sein, die folgende Eigenschaften vereinigen: Parenchymatische, dünnwandige, saftreiche Zellen, im interzellularenreichen Verbande, schwach ausgebildetes Gefäßbündelsystem; kein Sklerenchym; dazu angenähert zylindrische Gestalt.

Diese Eigenschaften fand ich zusammen vor bei den dickfleischigen Blättern von *Echeveria* spec. und *Mesembryanthemum uncatum*. Beide enthielten, wie eine mikrochemische Vorprüfung ergab, keine Spur gelösten Oxalats.

a) Versuche.

Blätter genannter Pflanzen wurden senkrecht zur Längsachse in Teilstücke zerlegt, die also von zwei Schnittflächen und einem epidermalen Mantel begrenzt waren. Diese Teilstücke injizierte ich unter dem Rezipienten mit Lösung von neutralem oxalsaurem Kali, und zwar folgender Konzentrationen:

Objektklasse a) mit $\frac{n}{1}$-Lösung,

„ b) „ $\frac{n}{10}$- „

Durch das Injizieren werden die Interzellularen des Gewebes mit Oxalatlösung angefüllt. Diese verbreitet sich dann von den Interzellularen aus in die Zellen hinein, die Protoplasten tötend, und mischt sich mit den Zellsäften. So kommt eine gleichmäßige Verteilung des Oxalats im ganzen Gewebekomplex zustande.

Die flüchtig mit aqu. dest. abgespülten Objekte kamen darauf in Glasschalen mit Eisenvitriollösungen, und zwar von folgenden Konzentrationen:

Objektklasse a) in $\frac{n}{10}$-Lösung,

„ b) „ $\frac{n}{1}$- „

Darin verblieben die Blattstücke vom 13. bis 18. Dezember 1915. Sie wurden für die mikroskopische Musterung in Alkohol gehärtet und aufbewahrt.

Befunde.

I. Prüfung der Ferrolösungen, in denen die Blattstücke gelegen hatten.

Lösung a) $\left(\frac{n}{10}\right)$. In der Glasschale hat sich sehr viel Ferrooxalat gebildet, das als Haut den Boden überzieht. Mikroskopisch erweist sich diese Haut als aus unzähligen, gut ausgebildeten großen Ferrooxalatkristallen bestehend.

Lösung b) $\left(\frac{n}{1}\right)$. Die Flüssigkeit ist frei von Ferrooxalat. Der Boden der Versuchsschale ist mit dem gelbbraunen Zersetzungsprodukt der Eisenvitriollösung bedeckt.

II. Prüfung der Blattstücke a und b.

Es wurden Schnitte in der Richtung der Längsachse hergestellt.

Mesembryanthemum uncatum.

a) An den beiden Schnittflächen des Blattstücks haben sich dicke gelbe Krusten von großen Ferrooxalatkristallen gebildet. Ferrooxalatkristalle finden sich auch peripher, unter der Epidermis, jedenfalls in den äußersten Mesophyllagen. Das Innere des Blattstücks ist nahezu leer von Fällung: diese verliert sich sehr rasch von den Schnittflächen und der Peripherie her nach innen. — Nehmen wir zu diesem Befund die Angaben über die zugehörige Ferrolösung $\frac{n}{10}$ hinzu, so müssen wir sagen, daß ein großer Teil des Oxalats aus dem Gewebe in die umgebende Flüssigkeit ausgewandert ist, ein anderer Teil sich in der Peripherie des Blattstücks, teils an den Schnittflächen, teils unter der Epidermis mit dem Reagens umgesetzt hat. — Von einer Fixierung und Lokalisierung kann man hier also nicht sprechen.

b) Das Bild ist von dem unter a geschilderten sehr verschieden. Die Verteilung des Ferrooxalats, das hier aus Kristallen von derselben Größe wie in a besteht, ist ziemlich diffus im ganzen Gewebestück. An den Schnittflächen keine Krusten; unter der Blattoberfläche, der Epidermis, kaum größere Kristallansammlungen. Solche sind im Inneren sehr deutlich.

Nehmen wir hierzu die Angaben über die zugehörige Ferrolösung $\frac{n}{1}$, so ergibt sich, daß alles in dem Gewebekörper verteilt gewesene gelöste Oxalat in jenem fixiert und lokalisiert worden ist: Der homogenen Verteilung des gelösten Oxalats entspricht eine angenähert gleich homogene des Ferrooxalats.

Echeveria spec.

Verhält sich im wesentlichen mit *Mesembr. uncatum* übereinstimmend. — Das *Echeveria*-Blatt ist reich an Gerbstoff, der mit der Eisenlösung sichtbar wird; er findet sich vor allem in der äußersten Mesophyllage und in der Umscheidung des Gefäßbündels.

Verhalten der Objekte a und b.

a) An den Schnittflächen finden sich Krusten von Ferrooxalat, das nicht in das Gewebeinnere eindringt. Unter der Epidermis kein Ferrooxalat.

b) An den Schnittflächen keine Krusten von Ferrooxalat. Dieses ist im Innern des Gewebekörpers abgelagert. Es beginnt in einiger Entfernung von den Schnittflächen und bildet zwei mächtige Maxima der Anhäufung, zwischen denen die von Ferrooxalat freie Mittelzone des Blattstücks eingeschlossen ist. Unter der Epidermis kein Ferrooxalat.

Daß hier die Mitte des Blattstücks von der Fällung frei geblieben ist, erklärt sich dadurch, daß in der Zeit nach dem ersten Ausfallen von Ferrooxalat aus der Mittelzone des Blattstücks gelöstes Oxalat dem an den beiden Schnittflächen eintretenden Strom von Ferrolösung entgegendiffundierte und mit diesem in Reaktion trat, darauf von der Mitte wiederum gelöstes Oxalat nachströmte und so fort, bis die Mitte hiervon endlich leer war, als die Ferrolösung bis dahin vorgedrungen war.

Aus demselben Grunde erhält man in einer Gallertsäule das Ferrooxalat nie gleichmäßig verteilt, sondern stets auf eine begrenzte Reaktionsschicht zusammengezogen. Da im Falle des vorliegenden Blattstücks die Ferrolösung an zwei Schnittflächen in das Blattstück eintritt, müssen zwei solche Reaktionsschichten entstehen, die zwischen sich eine leere Zone einschließen. Der Gallertzylinder würde dasselbe Bild aufweisen, wenn z. B. das Reagenzglas unten geöffnet und so in die Ferrolösung getaucht wäre, daß diese von zwei Seiten in die Gelatinegallerte eindiffundieren könnte. — Nehmen wir jetzt wieder die Befunde der zugehörigen Ferrolösungen a und b hinzu, so folgt, daß nur bei b das gelöste Oxalat in dem Gewebekörper fixiert worden ist.

β) Ergebnis.

Es gilt also der allgemeine Satz: Das in einem Gewebe auf die beschriebene Weise gleichmäßig verteilte Oxalat läßt sich in dem Gewebe nur dann fixieren, wenn die Konzentration der Ferrolösung der des Oxalats überlegen ist.

Die Vorfrage ist also dahin zu entscheiden:

Ein Gewebekörper mit homogenem Oxalatgehalt verhält sich wie eine Gallertsäule. Das Oxalat wird in dem Gewebekörper fixiert, wenn die höhere Konzentration auf seiten der von außen herangebrachten Ferrolösung ist. Bei reziprokem Konzentrationsverhältnis wandert das Oxalat aus dem Gewebestück aus, und ein großer Teil des Ferrooxalats schlägt sich in der umgebenden Reagenzflüssigkeit nieder.

c) Entscheidung der Hauptfrage.

Dem Gesagten zufolge (S. 299) kommt diese darauf hinaus, zu untersuchen: ob die von Ferrolösung umgebene oxalatführende Pflanzenzelle hinsichtlich der Ausfällung des Ferrooxalats sich verhält wie eine Gallertsäule mit homogenem Oxalatgehalt, die mit Ferrolösung überschichtet wird; ob dort wie hier das Konzentrationsverhältnis der reagierenden Stoffe den Ort der Fällung bestimmt.

α) Versuche.

Es wurden drei Versuchsreihen angelegt. Als Objekte dienten: I. Stengel von *Rumex scutatus*; II. Blattstiel von *Rumex scutatus*; III. Blattstiel von *Rheum undulatum*.

Die Stengel bezw. Blattstiele wurden unter destilliertem Wasser abgeschnitten und zerschnitten, darin sorgfältig gewaschen und an der Oberfläche schnell mit Fließpapier getrocknet. Es sind immer Stücke von ca. $^1/_4$ Fingerlänge hergestellt worden, durch Zerschneiden senkrecht zur Längsachse.

So vorbereitete Objekte wurden mittels Wasserstrahlpumpe injiziert mit Eisenvitriollösungen der folgenden Konzentrationen:

1. Normallösung $\frac{n}{1}$; 2. $\frac{n}{2}$; 3. $\frac{n}{4}$; 4. $\frac{n}{6}$; 5. $\frac{n}{8}$; 6. $\frac{n}{10}$; 7. $\frac{n}{20}$.

Kleine zylindrische Gläser wurden zu dem Zweck mit 10 ccm Ferrolösung gefüllt; darein kamen die Objekte, die möglichst gleichmäßig ausgesucht waren. Das Evakuieren erfolgte zu mehreren Malen während 2—3 Tagen je 1—2 Stunden lang. Vor dem Auswaschen verblieben die injizierten Objekte noch einige Tage in der Injektionsflüssigkeit. Auswaschen und Härten wie gewöhnlich.

Von dem so gewonnenen Material machte ich Querschnitte vom Ende der injizierten Objekte und von deren Mittelregion; außerdem Längsschnitte durch für Querschnitte nicht verwendete Stücke. Dieses Verfahren gewährleistet einen Einblick in die Verteilungsverhältnisse des ausgefallenen Ferrooxalats im Ganzen der injizierten Stücke.

Befunde.

I. Stengel von *Rumex scutatus*.

Das Ferrooxalat — zumeist große Konglomerate wie gewöhnlich — ist vor allem im Mark ausgefallen. Auch die primäre Rinde zeigt Fällung. Es wurden besonders die im Mark gegebenen Verhältnisse studiert.

Das Mark besteht aus großzelligem Parenchym, das sich peripher gegen den Gefäßbündelkreis durch Sklerenchym dicht abschließt. Deshalb kann beim Injizieren die Ferrolösung nicht seitlich auf dem Wege über Epidermis-primäre Rinde in das Mark eintreten, sondern nur an den beiden Schnittflächen, die das zylindrische Stengelstück oben und unten als Kreise begrenzen.

Bei hoher Konzentration der Ferrolösung $\left(\frac{n}{1}\right)$ tritt das Ferrooxalat innerhalb der Zellen auf, im kollabierten Protoplasten eingeschlossen oder diesem anhaftend. Das extreme Gegenstück hierzu ist das Bild, wie es das Ende der Reihe der verwendeten Ferrolösungen, Lösung $\frac{n}{20}$, zeitigt: Bei so schwacher Konzentration der Injektionsflüssigkeit liegt das Ferrooxalat in den Interzellularen. — Die Bilder, die den zwischen $\frac{n}{1}$ und $\frac{n}{20}$ liegenden Lösungen entsprechen, bezeichnen stufenweise sich abhebende Übergänge vom einen zum anderen Extrem: Zuerst beobachtet man Durchwachsungen der Zellwand, die Kristalle

reichen von einer Zelle in die benachbarte hinein, ohne zunächst die Interzellularen dabei zu berühren. Bei mittleren Konzentrationen tritt das Ferrooxalat aber bereits in den Interzellularen zutage, und man sieht dann auf einem Schnitt die Kristalle sowohl innerhalb der Zellen, als auch durch zwei Nachbarzellen an der trennenden Wandung hindurchgewachsen, sowie drittens innerhalb der Interzellularen. — Je mehr man sich nun den schwächsten Konzentrationen nähert, desto ausgesprochener beherrscht die Fällung die Interzellularen. Von den Interzellularen aus dringen die Kristallmassen auch bisweilen durch die Membranen hindurch ein wenig in die angrenzenden Zellen hinein. Ein typischer Anblick ist dann dieser: Die kollabierten Protoplasten der an den betreffenden Interzellularraum stoßenden Zellen sind alle in der Richtung auf diesen Interzellularraum zusammengezogen, sie haften an den Stellen der Membranen, mit denen die Zellen die Interzellulare umgrenzen, und das Ferrooxalat dringt durch dieselben Membranpartien hindurch ein wenig in die Protoplasten vor.

II. Blattstiele von *Rumex scutatus* und *Rheum undulatum.*

Das Ferrooxalat ist in den Blattstielstücken in der Epidermis und im Parenchym, einschließlich des Kollenchyms, vorfindbar. Sklerenchymatische Gewebe, die der Injektionsflüssigkeit einen Weg bestimmter Richtung vorschreiben könnten, sind nicht vorhanden. Mechanisch ist peripher gelagertes subepidermales Kollenchym wirksam, das in einzelnen Gruppen über den Querschnitt verteilt ist oder eine kontinuierliche Gewebelage bildet. Die Zellgröße des parenchymatischen Grundgewebes nimmt zu von außen nach innen. Das gelöste Oxalat ist, aus der Menge des Ferrooxalats zu schließen, peripher reichlicher als zentral.

Die Lokalisation des Ferrooxalats ist auch hier von der Konzentration der injizierten Ferrolösung abhängig, wenn auch die erzielten Bilder nicht so bestimmt und different sind wie im vorigen Versuch. Unverkennbar ist aber wiederum, daß die Fällung des Ferrooxalats innerhalb der Zellen, d. h. die genaue Lokalisierung der Oxalsäure, am meisten der hochkonzentrierten Ferrolösung $\left(\frac{n}{1}\right)$ entspricht. Je schwächer die Lösung ist, desto seltener sieht man die Kristallbildungen innerhalb der Zellen, um so häufiger dafür in den Interzellularen.

β) Ergebnis und Nachtrag.

Die Befunde der Untersuchung fordern also den Schluß: Es hängt von der Konzentration der als Reagens verwendeten Ferrolösung ab, ob das Ferrooxalat innerhalb oder außerhalb der oxalathaltigen Zelle erscheint, ob das Oxalat in der Zelle fixiert wird oder nicht. Nur bei Injektion mit starken Lösungen, z. B. $\frac{n}{1}$, besteht die Aussicht, eine hinreichend

genaue Lokalisierung zu erzielen. Schwache Lösungen lassen das Ferrooxalat in den Interzellularen zur Ausbildung kommen, wodurch das Zurückschließen auf die Herkunft und Lokalisation des gelösten Oxalats mit Unsicherheit behaftet wird[1]).

Die von Ferrolösung umgebene Pflanzenzelle verhält sich also, was die Fällung ihrer gelösten Oxalate betrifft, wie eine Gallertsäule mit homogenem Oxalatgehalt jener früheren Versuchsanordnung. Der Ort für das Auftreten des Ferrooxalats ist in beiden Fällen in gleichem Sinne von dem Konzentrationsverhältnis der reagierenden Stoffe abhängig, und beide Fälle ordnen sich der von Pringsheim, sowie von Bechhold und Ziegler formulierten Gesetzmäßigkeit ein. —

Als Nachtrag zu diesen letzten Untersuchungen noch das Folgende.

1. Es ist selbstverständlich, daß sich für die Konzentration der zu injizierenden Ferrolösung eine allgemein geltende Vorschrift nicht geben läßt. Da die Lokalisierung und Fixierung vom Konzentrations verhältnis der Reagentien abhängt, ist immer auch die Konzentration der in der Zelle eingeschlossenen gelösten Oxalate zu berücksichtigen. Diese variiert aber von Pflanze zu Pflanze, nach Art und individueller Besonderheit, und bei demselben Individuum auf den verschiedenen Stufen der Entwicklung in weiten Grenzen; selbst die einzelnen Gewebe und Zellen eines Organs besitzen nicht den gleichen Gehalt an Oxalat. Die Theorie fordert also bei der Untersuchung der Lokalisation in jedem Einzelfalle eine Vorprüfung des Oxalatgehalts. Eine solche könnte, wie hier versucht, mittels Injektion sehr verschieden konzentrierter Ferrolösungen vorgenommen werden. Ob eine makrochemische quantitative Ermittelung des Gehalts an löslichen Oxalaten in einem vorliegenden Pflanzenteil zum Ziel führen kann, müßte die einschlägige Untersuchung entscheiden. — Praktisch wird man, besonders wenn es darauf ankommt, zum Zwecke vergleichender Studien ein großes Pflanzenmaterial zu injizieren, eine für viele Fälle als brauchbar erkannte Konzentration der Ferrolösung festhalten und immer wieder anwenden. Im Sinne der obigen Feststellungen wird man tunlichst die hohen Konzentrationen bevorzugen.

2. Noch aus einem anderen Grunde wird man die ausgesprochen schwachen Lösungen unserer Konzentrationsreihe, — wie $\frac{n}{10}$, $\frac{n}{20}$ —, von den speziellen Untersuchungen ausschließen.

Die drei Versuchsreihen mit *Rumex scutatus* bezw. *Rheum undulatum* (Stengel, Blattstiel) beweisen nämlich in guter gegenseitiger Übereinstimmung, daß nur bei Injektion mit hochkonzentrierten und mittleren Lösungen eine annähernd gleich-

[1]) Daß in der Literatur hieraus entspringende Täuschungen tatsächlich vorkommen, zeigt die Angabe von Chauvel (1903), nach dem (mit Berufung auf Morot und Acqua) bei *Oxalis* die gelösten Alkalioxalate in den Interzellularen lokalisiert sein sollen. (cf. im Speziellen Teil: *Oxalis*.)

mäßige Verteilung des ausgefallenen Ferrooxalats im Ganzen des injizierten Pflanzenteils erzielt werden kann. Jene schwachen Lösungen bewirken dagegen eine sichtliche — oft schon makroskopisch auf halbierten Stücken erkennbare Anhäufung des Ferrooxalats in der Richtung beider Enden der injizierten Stengel- oder Blattstielstücke, wobei die Mittelregion gänzlich frei von Fällung sein kann. Umgekehrt bewirken die Lösungen höchster Konzentration, wie $\frac{n}{1}$, mitunter eine ebenso deutliche Zusammendrängung der Fällung gerade in jene Mittelregion, und die Endpartien des injizierten Stücks können in diesem Falle von Ferrooxalat leer bleiben.

Dies alles ließ sich einwandfrei feststellen, denn von jedem Objekt waren hergestellt worden: Querschnitte von den Endpartien und von der mittleren Region, sowie Längsschnitte.

Eine Erklärung habe ich für dieses unterschiedliche Verhalten nicht finden können. Es ist vorauszusetzen, daß das Injektionsverfahren zu einer gleichmäßigen Erfüllung des Interzellularensystems mit der verwendeten Ferrolösung führt. Dann ist es aber durchaus rätselhaft, wie die eben beschriebenen von der Konzentration der Injektionsflüssigkeit abhängigen Verteilungsdifferenzen in der erzielten Fällung zustande kommen. Diese Verteilungsdifferenzen erinnern sehr an jene, wie sie bei der Entscheidung der Vorfrage an Blattstücken von *Mesembryanthemum* und *Echeveria* festgestellt worden sind. Auch hier war die Abhängigkeit von der Konzentration unbezweifelbar. Sonst sind aber die Voraussetzungen, unter denen beide Fälle stehen, so voneinander verschieden, daß an eine etwaige Ableitung des einen aus dem andern nicht gedacht werden kann, und es ist nicht zu ersehen, wie man z. B. mit Hilfe jenes Pringsheim-Phänomens die zuletzt beschriebenen Verteilungsdifferenzen in injizierten Gewebekörpern mit natürlichem Oxalatgehalt deuten sollte.

Für die Praxis des Injektionsverfahrens lehren diese Erscheinungen aber jedenfalls das gleiche, was sich schon früher an denselben Objekten hinsichtlich der Fixierung des Oxalats innerhalb der Zelle gezeigt hat: Nur stärker konzentrierte Lösungen verbürgen eine Lagerung des Ferrooxalats, die — soweit dies erreicht werden kann — dem natürlichen Verteilungszustande des in der Pflanze enthaltenen gelösten Oxalats entspricht.

3. Das untersuchte Pflanzenmaterial in methodischer Hinsicht.

Im Anschluß an die zuletzt mitgeteilten Untersuchungen über das Injektionsverfahren und zugleich als Überleitung zur Darstellung der speziellen Verhältnisse des Oxalatvorkommens im Pflanzenreich sei hier auf zwei häufiger beobachtete Eigen-

schaften solchen injizierten Materials hingewiesen. Auch Material, das durch Eintauchen in das heiße Reagens gewonnen wurde, hat oft gleiches aufzuweisen.

1. Bisweilen findet man an den Schnittflächen von Stengeln und Blattstielen das Ferrooxalat in erheblicher Menge angesammelt, so daß die Schnittflächen für das bloße Auge gelblich angefärbt sind. Man muß dann bei der Entscheidung der Lokalisationsfrage mit Vorsicht verfahren und sich über die Verteilungsverhältnisse der erzielten Fällung im ganzen des injizierten Pflanzenteils Gewißheit verschaffen (cf. S. 306). Der Vergleich mehrerer Objekte kann hier sehr nutzbringend sein.

2. Eine häufige Erscheinung auf Schnitten von Stengeln und Blattstielen ist das Vorkommen von Ferrooxalatkristallen in den Gefäßen der Bündelstränge. Es ist anzunehmen, daß beim Zerschneiden der frischen Pflanzenteile die aus den Schnittflächen ausfließenden oxalathaltigen Zellsäfte in die durch das Schneiden geöffneten Gefäßlumina eindringen und beim Injizieren hier ihren Oxalatgehalt abscheiden. Nimmt man das Zerschneiden unter destilliertem Wasser vor, so gelingt es, von Fällung freie Gefäßbahnen zu erhalten.

3. Für die Beurteilung der Leistungen des hier versuchten mikrochemischen Oxalsäurenachweises mittels Ferrolösung muß es von Wichtigkeit sein, wenn sich mit Hilfe des zu erprobenden Reagens Befunde feststellen lassen, die mit denen nach älteren Reagentien übereinstimmen.

Ich injizierte Pflanzen von *Oxalis acetosella,* an der die Oxalatlokalisation von Gießler (l. c. 21 ff.) mittels Chlorkalziumlösung eingehend studiert worden ist, mit essigsaurer Eisenvitriollösung von ca. $\frac{n}{2}$. Es ließ sich in allen wesentlichen Punkten Übereinstimmung der miteinander verglichenen Befunde erzielen (cf. im Speziellen Teil: *Oxalis acetosella,* S. 353). Damit sind zugleich jene älteren Angaben durch Nachprüfung bestätigt.

A 2. Gerbstoffnachweis.

Neben dem Nachweis der Oxalsäure gestattet die Ferrolösung auch den Gerbstoffnachweis[1]), worauf bereits früher in Kürze hingewiesen worden ist. Beide Stoffe werden, wo sie gleichzeitig vorkommen, dabei in nie zu verwechselnder Weise voneinander gesondert, während beim Oxalatnachweis mittels Chlorkalziumlösung die Fällungen von Oxalat und Gerbstoff sich gegenseitig verdecken. (Gießler l. c. 13, 26.)

Ferrosulfatlösung als Gerbstoffreagens ist im allgemeinen wegen ihrer Zersetzlichkeit außer Gebrauch gekommen, obwohl

[1]) Tunmann (1913) 251 ff., wo die weitere Literatur zu ersehen ist.

sie bessere Ergebnisse liefern kann als andere beliebte Eisenreagentien (Tunmann, l. c.). Zur Kontrolle und genauen Lokalisierung diente mir die Parallelinjektion mit wässriger 10 %-Lösung von Kaliumbichromat (Sanio, Bot. Ztg. 1863), der nach der Vorschrift von Möller oftmals einige Tropfen Essigsäure hinzugesetzt waren, um das angeblich geringe Diffusionsvermögen zu erhöhen und damit das Eindringen in die Gewebe zu erleichtern (Möller 1888, nach Tunmann, l. c.).

B. Spezieller Teil. Das untersuchte Pflanzenmaterial, systematisch geschildert.

Bei der Auswahl des Pflanzenmaterials, wie es für den Zweck dieser Studien geeignet sein konnte, war der Willkür ein großer Anteil zugemessen. Es kam mir zunächst darauf an, möglichst verschieden organisierte Klassen des Pflanzenreiches heranzuziehen. Bei dieser Weite des vorgesehenen Spielraums und der nun einmal notwendigen Beschränkung in der Zahl der zu untersuchenden Objekte war es schwierig, typische Vertreter der fraglichen Gruppen herauszufinden. Die folgenden Mitteilungen erheben darum in keiner Weise den Anspruch, etwas Abgeschlossenes zu geben. Sie sind überall ergänzungsbedürftig, zumal deshalb, weil einige genauer geprüfte Familien lehren, welche Mannigfaltigkeit die Verteilung von Oxalsäure, Gerbstoff und Kalziumoxalat auf einem beschränkten Felde zuläßt.

Diesem Umstande wurde dann wieder besondere Aufmerksamkeit geschenkt: Ich versuchte, Reihen nahe verwandter Pflanzen — zur selben Gattung oder Familie gehörig — zu gewinnen, um die typischen Fälle kennen zu lernen, die hier vielleicht zu erwarten waren. Bei der Aufstellung solcher Reihen beschränkte ich mich auf Gruppen dikotyler Pflanzen, die zum Teil eine Anknüpfung an vorhandene Untersuchungen erlaubten. Daneben wurden Pflanzen geprüft, die wegen auffallender Eigentümlichkeiten dazu anregen mußten, z. B. Spezies mit gänzlichem Fehlen des Kalziumoxalats oder sonstigen Besonderheiten des biologischen und chemischen Verhaltens (Sukkulenten, Rhaphiden-, Milchsaftpflanzen).

In der Anordnung des Materials folgen wir den Abteilungen, Klassen und Familien des natürlichen Systems. Wir gewinnen dadurch auch die Aussicht, einen Einblick in den Parallelismus oder das Divergieren zwischen der natürlichen Verwandtschaft zweier Gruppen und ihren Stoffwechselprodukten zu erlangen.

I. Algen.

Die Angaben über gelöstes Oxalat bei Algen sind sehr spärlich. Kohl (1890) will es bei mehreren Formen gefunden haben, doch kann man gegen seine Methode — Eintrockenlassen der Fäden mit Leitungswasser und Nachweis als Kalziumoxalat —

Bedenken tragen. Es gelang mir mit meinen Hilfsmitteln bei den im folgenden zu nennenden Algen nie, gelöstes Oxalat sichtbar zu machen. Auch Benecke (1903, 86 f.) suchte bei *Vaucheria* darnach vergebens. *Vaucheria* fehlt auch nach eigner Wahrnehmung der Gerbstoff. Klein (Flora 1877, 315 ff.) sah hier das Kalziumoxalat in Form von Sphärokristallen, prismatischen und (sessilis) oktaederähnlichen Kristallen ausgebildet, die immer im Zellsaft liegen sollen. Stahl (1888, 82) vermutet bei den Vaucherien das Vorhandensein chemischer Schutzmittel, da die Fäden zart und ohne sonstige erkennbare Bewehrung sind. Bei *Cladophora* nimmt er die Dicke der Zellhäute und ihre Kalkinkrustation hierfür in Anspruch. Man wird zudem an das sehr ausgeprägte Regenerations- und Reproduktionsvermögen dieser Algen denken, das den durch Tierfraß verursachten Ausfall an lebender Substanz auszugleichen wohl imstande sein kann. Gerbstoffe sind auch bei *Cladophora* nicht erkennbar. Es bestätigt sich die Angabe von Wildeman (1886), wonach u. a. die Cladophoren, Vaucherien, Conferven keinen Gerbstoff nachweisen lassen, während er in den Zygnemeen und Mesocarpeen reichlich vorhanden ist (cit. n. Czapek 1905, 579). Hiervon konnte ich mich an einer nicht näher bestimmten großzelligen Form von Spirogyra überzeugen, die kreuzförmig verwachsene Kristalle zeigte. Solche sind seit Kleins (l. c.) und Woronins (1880) Untersuchungen von mehreren Spirogyren bekannt geworden und werden als Prismen angesprochen (Kohl, 1889, 64). Ich behandelte die Fäden auf Objektträger mit der Lösung von Eisenvitriol und erhielt starke Bläuung als Anzeige des Gerbstoffgehalts. In derselben Weise haben bereits Loew und Bokorny (1889) das Gerbstoffvorkommen bei Spirogyren bewiesen. Der Gehalt wechselt nach den Mitteilungen dieser Forscher in weiten Grenzen, soll indes bis 5 % der Trockensubstanz ausmachen können. In nitrathaltiger Nährlösung konnten sie den Gehalt an Gerbstoff abnehmen sehen. Es gelang ihnen auch, völlig gerbstofffreie Fäden von *Sp. nitida* zu kultivieren, indem sie noch für möglichst eingeschränkte Assimilation Sorge trugen. Dabei soll der in den Fäden ursprünglich vorhandene Gerbstoff zur Eiweißbildung benutzt werden, in Ermangelung der sonst dafür geeigneten Stoffe (Kohlehydrate, Asparagin). In ökologischer Hinsicht kann die Alge in dem Gerbstoff ein wirksames Schutzmittel gegen von Planktonnahrung lebende Tiere besitzen (Stahl, 1888, 38). Gelöste Oxalate sind nicht feststellbar; auch nach Alkoholextraktion des Chlorophylls aus den behandelten Fäden wurde keine Spur von kristallinem Ferrooxalat sichtbar.

Gleiches kann ich über die gerbstofffreie *Nitella opaca* berichten. Die Versuche von Stahl mit *Nitella syncarpa* (1888, 80 ff.) haben die Schutzfunktion der Gallerthülle dargetan, und analoge Verhältnisse lassen sich vielleicht auch für die vorliegende Art vermuten.

Werfen wir nun einen flüchtigen Blick auf die entsprechenden Verhältnisse bei den Pilzen.

II. Pilze.

1. Das Vorkommen von Oxalsäure ist seit langem bekannt. Wir gedachten bereits der Untersuchungen von de Bary und Wehmer über die Bildung der Säure bei *Peziza sclerotiorum* und *Aspergillus niger*, und gelöste oxalsaure Salze sind in den Säften vieler Pilze nachgewiesen worden (Lit. bei Czapek 1905, 418 f.). Nach Knoll (1912) führen die ausgeschiedenen Tropfen der Fruchtkörper von Agaricaceen ein Kaliumsalz der Oxalsäure. Der oxalsaure Kalk ist bei Pilzen sehr allgemein (Czapek, l. c.; Kohl 1889, 65). Demgegenüber scheinen Gerbstoffe zurückzutreten.

Ich untersuchte junge und ältere Fruchtkörper von *Boletus granulatus* L. Frische Schnitte vom Stiel und vom Hut des Fruchtkörpers (einschließlich des Hymeniums) wurden auf dem Objektträger mit essigsaurer Eisenvitriollösung sowohl kalt wie heiß behandelt. Nach eintägiger Wirkung ließ sich weder Oxalsäure- noch Gerbstoffreaktion feststellen.

2. Die größten Quantitäten an oxalsaurem Kalk sind unter den Thallophyten für die Flechten angegeben worden. Bereits Braconnot (1825) stellte Mengen von über 65 % der Trockensubstanz in Flechten fest. Nach Slater (Chem. Gazz., 1856, 130; cit. n. Czapek 1905, 419) sind in den Flechten auch lösliche saure Oxalate enthalten. Soweit meine, allerdings sehr begrenzten Erfahrungen reichen, kann ich dieser Angabe nicht zustimmen. *Sticta pulmonaria* ließ im Thallus nach Injektion mit der Reagenzflüssigkeit nichts von Ferrooxalat erkennen.

III. Archegoniatae.

Die beiden großen Klassen der Archegoniaten: Leber- und Laubmoose weisen in ihrer Stellung zur Schutzmittelfrage ein unterschiedliches Verhalten auf.

1. Die Lebermoose sind reich u. a. an fetten und ätherischen Ölen, aromatischen Stoffen, die vermutlich von besonderen Inhaltsbestandteilen der Zelle, den von Pfeffer (1874) beschriebenen „Ölkörpern" gespeichert werden. Stahl (1888, 53) erblickt auf Grund seiner Versuche in den Ölkörpern „Schutzkörper" der Lebermoose[1]). Bei *Lunularia* gelang es Pfeffer, mittels Eisenvitriol und Kaliumbichromat in den „Ölkörpern" reichliche Mengen von Gerbstoff nachzuweisen (l. c. 26 f.). Dieser ist seltener und in geringer Menge in den Ölkörpern von *Fegatella* und *Marchantia* angetroffen worden. Die Ölkörper verhalten sich nach Pfeffer ganz wie Exkrete und dienen nicht als Bildungsmaterial (l. c. 41 f.).

Ich untersuchte *Fegetella conica* und *Monoclea Forsteri*. Es ergab sich in beiden Fällen die Abwesenheit des Gerbstoffs wie der Oxalsäure. Auch von Kalziumoxalat fehlte jede Spur.

---

[1]) Lohmann, C. E. J., Beitrag zur Chemie und Biologie der Lebermoose. (Beih. z. Botan. Centralbl. Bd. XV. 1903. [Diss. Jena.]

2. Die Laubmoose sind dagegen als Beispiele mechanisch geschützter Pflanzen bekannt (Stahl 1888, 106). Ihre Zellmembranen sind stark verdickt, sehr hart und mitunter von rauher Oberfläche (Stahl, l. c. 107). Die sehr resistenten Pflänzchen werden in der Natur und im Versuch kaum von Tieren berührt. Gerbsäuren sind für die Laubmoose als Bestandteil der Zellmembranen angegeben (Dicranumgerbsäure, Czapek, Flora 1899 und Biochemie 1905, 574. — cf. auch Treffner, Diss. Dorpat 1881). Daß diese als Schutzstoff zur Geltung kommen, ist unwahrscheinlich (Stahl l. c. 106).

Ich prüfte junge Sporogone einer *Barbula* sowie Blätter von *Fontinalis*. Ich gewann keine Anhaltspunkte, die mit Sicherheit auf Gerbstoffreaktion hätten schließen lassen. Auch Stahl (l. c. 106) erhielt bei seinen mikrochemischen Untersuchungen nur zweifelhafte Befunde. Desgleichen blieb in den genannten Objekten die Reaktion auf Oxalsäure aus. Kalziumoxalat fehlt den Laubmoosen gänzlich.

IV. Pteridophyta.

Der scharfe Gegensatz zwischen Leber- und Laubmoosen wiederholt sich bei den Pteridophyten zwischen den Farnen und den Schachtelhalmen. Wiederum begegnet uns das Vikariieren von chemischen Schutzmitteln einerseits, mechanischen andrerseits (Stahl 1888, 108).

1. Die Farne sind durch Reichtum an Gerbsäuren ausgezeichnet. Bekannt ist Filixgerbsäure aus dem Stamme von *Aspidium filix mas*. Indes müssen sich die Farne nicht einheitlich verhalten, insofern bei gewissen Formen der Gerbstoff sehr zurücktritt oder gänzlich fehlt und vikariierend gelöste Oxalate nachweisbar werden. Bereits Kohl (1889, 182) gibt an, daß er in ausgepreßten Säften verschiedener Farne beim Mischen mit Chlorkalziumlösung große Mengen oxalsauren Kalkes erhalten hat und nimmt auf Grund dessen an, daß in den von ihm untersuchten Arten oxalsaure Alkalien enthalten sind, zumal die vorhandenen Analysen den hohen Kaligehalt der Farne aufgezeigt haben. Wie weit die Angaben von Kohl sich bestätigen, wäre durch Wiederholung seiner Untersuchungen nachzuprüfen. Zweifelhaft muß seine Methodik darum erscheinen, weil er auch bei den an Oxalsäure völlig leeren Moosen auf demselben Wege Alkalioxalate gefunden haben will. — Lichtabnahme der Azidität von Farnblättern (*Aspidium, Blechnum, Polypodium* u. a.) hat Lange (1886) feststellen können.

Ich untersuchte auf dem Objektträger Schnitte aus dem Blatt der mexikanischen Polypodiacee *Lonchitis hirsuta* L. Dieser Farn interessiert insofern, als er in den Blattfiedern sehr zahlreiche Rhaphidenbündel führt, dazu ferner länglich-polygonale Kristalltäfelchen. Im Stiel findet man Einzelnadeln, dünne, lange sowie breitere, kürzere. Mit Hilfe der essigsauren Eisenvitriollösung konnte ich im großzelligen Parenchym des Stiels

sehr reichlich Ausfällung von Ferrooxalatkristallen erhalten. Dieselbe Behandlung hatte bei den Fiederblättchen negativen Erfolg. In diesen ist mithin alle Oxalsäure an Kalk gebunden. Gerbstoff scheint diesem Farn fast zu fehlen. Im säurereichen Stiel blieb jeder Hinweis auf Gerbstoff aus. Vielleicht führen die Fiedern in den Schließzellen der Spaltöffnungen geringe Mengen davon. Wir dürfen also innerhalb der chemisch geschützten Klasse der Farne von einem Vikariieren zwischen Gerbstoff und Oxalsäure sprechen, und wir begegnen hier im Verfolg der aufsteigenden Linie des Pflanzenreiches zum ersten Male dieser später immer wieder anzutreffenden Wechselbeziehung.

Über Rhaphidenbündel bei Farnen scheinen weitere Angaben nicht vorzuliegen. Kalziumoxalat wurde jedoch des öfteren beschrieben, so von Kohl (1889, 66), Monteverde (1889) für die Marattiaceen, besonders aber von Poirault (1893), der über 500 Farnspezies daraufhin untersuchte. Poirault fand oxalsauren Kalk bei einer großen Zahl von Spezies; am häufigsten waren monokline Einzelprismen oder Drusen; auch Sphärite und tetraedrischer Kristallsand wurden vom genannten Forscher gesehen. Eigenartig ist ihr Vorkommen in der Epidermis, wobei die Schließzellen der Spaltöffnungen kristallfrei bleiben.

2. Im Unterschied von den Farnen sind die Equiseten durch gänzliches Fehlen des Kalziumoxalats gekennzeichnet (Kohl 1889, 66). Nach Stahl (1900) gehören die Equiseten zu den reichlich Wasser und darin gelöste Kalksalze ausscheidenden Pflanzen. Im Lichte der von de Vries, Wehmer, Benecke, Amar vertretenen Auffassung der Kalziumoxalatbildung, nach der es hierbei auf Beseitigung überschüssiger Kalkmengen abgesehen ist, wird das besondere Verhalten der Schachtelhalme verständlich. — Wie bereits angedeutet, stehen die Equiseten hinsichtlich ihres ökologischen Schutzes zu den Farnen in entsprechendem Verhältnis wie die Laubmoose zu den Lebermoosen. Standen hier chemische Schutzmittel im Vordergrunde, so sind die Equiseten wiederum dank ihren verkieselten Zellwänden gegen die animalische Umwelt mechanisch gerüstet.

Bei dem gänzlichen Fehlen des Kalziumoxalats war es wichtig, auf vielleicht anwesende gelöste Oxalate hin zu prüfen. Das gleichzeitige Fehlen dieser kann für die besagte Theorie der Kalziumoxalatbildung eine Stütze sein, insofern die Oxalsäure dann dort nicht nachweisbar wäre, wo sie nicht zur Kalkexkretion dienen kann.

Ich prüfte den fertilen Sproß von *Equisetum arvense* L. Das Untersuchungsmaterial wurde durch Eintauchen der Objekte in heiße essigsaure Eisenvitriollösung gewonnen. Die daraus hergestellten Schnitte ließen keinerlei Rückschluß auf Oxalatgehalt zu. Ebenso scheinen Gerbstoffe zu fehlen. Solche hat allerdings Berthold (1904, 77) im sterilen Stengel von *E. arvense* nachweisen können.

Lycopodium Selago L., das nach Kohl (1889, 67) wenig Kalziumoxalat führt, verhielt sich in meiner Untersuchung übereinstimmend mit Equisetum.

V. Monocotyledoneae.

Nach diesem kurzen Überblick über die bei Kryptogamen zu verzeichnenden Verhältnisse wenden wir uns den phanerogamen Pflanzen zu.

1. Wir beginnen mit den Glumifloren — Gramineen und Cyperaceen —, die mit ihrem ökologischen Verhalten sich bequem an die zuletzt besprochenen Pteridophyten anschließen lassen. In die Augen fallend ist die Übereinstimmung dieser sonst so verschiedenen Pflanzengruppen, wenn wir auf die mechanischen Schutzmittel achten, mit denen beide in gleicher Weise ausgestattet sind. Grashalm und Schachtelhalm gewinnen ihre Festigung ganz vornehmlich durch die Verkieselung ihrer Zellhäute, und sie ist es, die beide gegen Angriffe von seiten der animalischen Welt, insbesondere von Kleintieren (Schnecken) sicherstellt. Diese Schutzwehr tritt so in den Vordergrund, daß weitere Vorkehrungen, wie chemische Schutzmittel, zumeist entbehrlich erscheinen. So fehlen den Glumifloren die Gerbstoffe, soweit die Erfahrungen reichen, im allgemeinen gänzlich.[1]) Organische Säuren werden immer nur spärlich und vereinzelt gefunden: Bei Gramineen in den Vegetationsorganen Äpfelsäure, Zitronensäure, und bei Sorghum saccharatum Pers. wird Oxalsäure angegeben (Wehmer 1911). Nach Benecke (1903, 93) sind in den Maispflanzen gelöste Oxalate stets nachweisbar. Von mir geprüfte Stengel und Blätter des Mais ergaben keine Reaktion auf Oxalsäure. Ebenso verhielt sich eine Spezies von *Carex*. Benecke (l. c.) fand in den Leitscheiden der Blätter älterer (nicht junger) Maispflanzen Kalziumoxalat, eine vor ihm viel bestrittene Angabe (Kohl 1889, 67; de Vries). Im allgemeinen ist oxalsaurer Kalk bei Gräsern selten. *Bambusa*-Arten führen nach Kohl (1889, 67) im Stengelmark reichlich Drusen, und de Bary (1877, 148) gibt solche für das Stengelparenchym von *Panicum turgidum* an. Kohl sucht den Mangel der Gräser und Equiseten an Kalziumoxalat durch geringe Kalkaufnahme aus dem Boden zu erklären und glaubt im ausgepreßten Safte von Gräsern gelöste Oxalate nachgewiesen zu haben (l. c. 181). Durch Begießen seiner Bodenkulturen von *Oplismenus imbecillis* Kunth mit kalkreicher Nährlösung erzielte er bedeutende Ablagerung von Kalziumoxalat in der Blattepidermis (l. c. 182). Stahl (1900) hebt demgegenüber das Auftreten von gelösten Kalksalzen in den Guttationen der Gräser hervor. Der geringe Gehalt an Kalkoxalat würde dann eben darauf beruhen, daß hier zur Entfernung der im Überschuß resorbierten Bodenkalksalze weniger der Weg der Oxalsäurebildung als vielmehr die flüssige

[1]) Vorkommen von Gerbstoff bei *Cyperus*: Berthold 1904, 156.

Ausscheidung jener von der Pflanze gewählt ist. Die Abwesenheit gelöster Oxalate, wie sie sich aus meiner Prüfung des Mais ergibt, würde — ganz wie bei Equisetum — mit der von Stahl vertretenen Auffassung zusammenstimmen. Ferner gibt es nach Stahl (1900) noch einen vermittelnden dritten Typus von Pflanzen (z. B. *Stellaria media, Mercurialis annua*), die sowohl Kalkoxalat bilden, als auch Kalziumverbindungen in gelöstem Zustande exzernieren. Auf Grund der bekannten Untersuchungen von Benecke (1903) scheint auch der Mais zu diesem Typus zu gehören. Es gelang Benecke, den Mais mit oder ohne Kalziumoxalat zu züchten, je nachdem durch Verwendung von Nitrat bzw. Ammonsalz als Stickstoffquelle dafür gesorgt war, daß im Stoffwechsel Basen bzw. Säuren in Freiheit treten. Man sieht also, wie weit die Möglichkeiten variieren können, mit denen der pflanzliche Stoffwechsel selbstregulatorisch gelenkt wird. Vielleicht wird bis zu einer gewissen Grenze der zu entfernenden Kalkmenge der Weg der Guttation für die Exkretion beschritten, während über diese Grenze hinaus regulatorisch Oxalsäure gebildet wird, was dann zur inneren Exkretion der überschüssigen Kalkmengen führt. Indes stehen meines Wissens Untersuchungen des Mais, die auf die möglichen Wechselbeziehungen zwischen Tropfenausscheidung der Kalksalze und Kalkoxalatbildung als von der Stickstoffnahrung abhängiger Erscheinung gerichtet wären, noch aus.

2. Eine andere ökologische Klasse bilden alle jene monokotylen Pflanzen, die Rhaphiden führen. Die Sonderstellung, die den Rhaphiden gegenüber anderen Erscheinungen des Kalziumoxalats in der Pflanze zukommt, ist seit Schimpers (1888) Untersuchungen bekannt. Schimper bemerkte, daß die Rhaphiden bereits in jungen, noch im Wachstum begriffenen Blättern fertig ausgebildet werden und später weder an Größe noch an Zahl zunehmen. Deshalb galten ihm die Rhaphiden als ,,primäres" Kalziumoxalat, das bei seiner Bildung äußeren Einflüssen in sehr weitgehendem Maße entzogen ist. Zu dem gleichen Ergebnis kam im wesentlichen auch Benecke (1903). Aufschluß über die ökologische Funktion der Rhaphiden brachten die Untersuchungen von Stahl (1888): Die Rhaphiden erwiesen sich im Tierversuch als ein äußerst wirksames mechanisches Schutzmittel der damit ausgestatteten Pflanzen.

Den von mir daraufhin geprüften Arten dieser Gruppe fehlten gelöstes Oxalat wie Gerbstoff durchaus.

Aus der Familie der Araceen ist von Stahl (1888, 85) das Verhalten des sehr rhaphidenreichen Arum maculatum hervorgehoben worden. — Rhaphiden führen auch Stiel und Spreite des Blattes von *Monstera deliciosa.* — Anders verhält sich *Acorus Calamus,* wo ätherische Öle, in Idioblasten eingeschlossen, an Stelle der fehlenden Rhaphiden die Schutzfunktion versehen (Stahl l. c. 108).

Die verwandten Lemnaceen sind in der Mehrzahl Rhaphidenpflanzen. Ferner sind sie durch Gerbstoffgehalt ausgezeichnet (Stahl l. c. 104). Die Untersuchung mit Ferrolösung ergab die Abwesenheit von gelöstem Oxalat in den vegetativen Teilen der *Lemna minor* L. Durch deutliche Gerbstoffreaktion ist mir diese Pflanze jedoch nicht aufgefallen.

In den Untersuchungen von Schimper und Benecke ist *Tradescantia* ein für die Schlußfolgerungen dieser Autoren wichtiges Objekt gewesen. Das Kalziumoxalat findet sich hier einmal in Form der Rhaphiden, die in besondere Zellreihen verlegt sind, zum anderen alsDrusen oder Einzelkristalle von „sekundärem" Kalziumoxalat (Schimper) ausgebildet, die dann vorwiegend in den assimilierenden Zellen liegen (Benecke 1903, 102). Schimper (1890, 257) zeigte, daß bei Ernährung mit Kalziumnitrat oder auch in K-freier Nährlösung sich im Mesophyll enorme Mengen von Kalziumoxalat hervorrufen lassen. In Ca-freier Lösung, die Kaliumnitrat als Stickstoffquelle enthielt, bildete Tradescantia im Mesophyll Kaliumoxalat, anstatt des Kalziumoxalats; Pflanzen, die in destilliertem Wasser erwachsen waren, führten weder Kalzium- noch Kaliumoxalat. Benecke (l. c.) bestätigte, daß Nitratzufuhr die Produktion des Kalziumoxalats befördert und konnte überdies zeigen, daß Ammon-Ernährung jene verringert. Der Rhaphidengehalt ließ sich von ihm nur durch die Kalkzufuhr etwas beeinflussen, d. h. über das gewöhnliche Maß hinaus steigern; er verhielt sich im übrigen ganz als „primäres" Kalziumoxalat. Dagegen bezweifelt Benecke die von Schimper angegebene Produktion erheblicherer Mengen gelösten Oxalats (1903, 105). Meine eignen mikrochemischen Prüfungen an *Tradescantia zebrina* (ohne besondere Vorkultur) ergaben das Fehlen der gelösten Oxalate. — Nach Wehmer (1911) ist in *Tradescantia* vermutlich Schleim enthalten. Berthold (1904, z. B. 55) gibt für *Tr.* und andere Commelinaceen Gerbstoff an, der durch Kaliumbichromat fällbar ist. Die Tierversuche von Stahl hatten zum Ergebnis, daß gegen Schnecken die vorhandenen Schutzmittel von *Tr. virginica* und *zebrina* nur wenig wirksam sind (1888, 96).

Wie *Tradescantia* verhielten sich in der Untersuchung auf gelöstes Oxalat noch die von mir geprüften Vertreter der Liliaceen, Amaryllidaceen und Orchidaceen. Vielleicht ist den für diese Pflanzen charakteristischen chemischen Körpern ein Anteil an der Schutzfunktion zuzumessen. So führt *Aloe* neben den Rhaphiden die zu den Bitterstoffen gehörigen Aloine (Wehmer 1911), sowie Harze, Emodin, ätherische Öle (Wehmer l. c. — Stahl l. c. 105). Das Blatt von *Aloe Lapaixii* zeigte mir mit Lackmus saure Reaktion, ohne indes Oxalsäure erkennen zu lassen. Möglicherweise handelt es sich hier um Äpfel-, Wein- oder Zitronensäure oder um ein Gemisch dieser, die für die Liliaceen angegeben werden (Wehmer, l. c.). *Hyacinthus* führt in den Blättern Salizylsäure (Wehmer, l. c.). Ich untersuchte Blütenschaft und Blüte der Hyazinthe, ebenso den Blütenschaft von *Ornitho*-

galum, ohne gelöstes Oxalat darin nachweisen zu könenn. Von Czapek (1905, 454) wird Wurzelausscheidung von Oxalsäure für *Hyacinthus* behauptet. Der Rhaphidengehalt dieser Pflanze ist in den oberirdischen Teilen jedenfalls sehr gering. — Bei Liliaceen werden auch die hier gefundenen giftigen Alkaloide, Glykoside, Saponine und Bitterstoffe (Wehmer) ökologisch von Bedeutung sein; desgleichen ätherische Öle. Solche treten z. B. bei *Allium* vikariierend für die hier fehlenden Rhaphiden ein (Stahl, l. c. 108).

Giftige Alkaloide sind ferner von den Amaryllideen bekannt. So liefert *Haemanthus toxicarius* Pfeilgift (Wehmer, l. c.). Ich prüfte das Blatt von *H. albiflos* Jacq. und vermochte darin einen positiven Reaktionsausschlag weder für gelöstes Oxalat noch für Gerbstoff zu erzielen. *Agave americana* bildet Malate und Tartrate (Wehmer).

Analoges Säurevorkommen wird von den Orchideen berichtet (Wehmer). Chemisch sind diese besonders durch den Besitz schleimiger Kohlehydrate gekennzeichnet; mitunter soll Cumarin auftreten, das aber bei *Neottia* fehlt (Wehmer, l. c.). Im blühenden Stengel und in den Blattscheiden von *Neottia* konnte ich Rhaphiden nicht auffinden, in Übereinstimmung mit der Angabe Kohls (1889, 184 f.), daß die oberirdischen Organe der *Neottia* frei von Kalziumoxalat sind. Ebenso fehlten Oxalsäure und Gerbstoff. Auch im blühenden Stengel und im Blatt von *Cephalanthera grandiflora* Bab. waren nur selten Rhaphiden nachweisbar.

Unser Ergebnis rücksichtlich der untersuchten Monokotylen ist also das Fehlen gelöster Oxalate einerseits, von Gerbstoffen andererseits. Wir dürfen annehmen, daß die Gräser des im Überfluß aufgenommenen Kalkes sich vorwiegend durch Ausscheidung in gelöstem Zustande entledigen, während sonst die Erzeugung von Kalziumoxalat neben der den Rhaphiden zuzusprechenden Schutzfunktion gegen Tierfraß noch dazu dienen kann, den Kalk als unlösliches Exkret festzulegen. Wie weit dies freilich mit dem teilweise „primären" Charakter des in Rhaphidenform gegebenen Kalziumoxalats vereinbar ist, wäre mit Fortsetzung der von Benecke eingeschlagenen Versuchsweise noch näher zu zeigen. — Zahlreiche Vertreter der besprochenen monokotylen Familien führen giftige gelöste Exkrete — Alkaloide, Glykoside, ätherische Öle usw. —, denen bald im Verein mit den Rhaphiden, bald im Vikariationsverhältnis mit diesen eine Schutzwirkung gegen animalische Angriffe zukommen mag.

VI. Dicotyledoneae.

Wenden wir uns nun den dikotylen Pflanzen zu, auf die sich die Untersuchung in der Hauptsache gerichtet hat.

Mit den Piperaceen beginnend, treffen wir noch an die monokotylen Verhältnisse erinnernde Einzelheiten an. Für *Peperomia*-Arten gibt Stahl (1888, 104) den Besitz von Rhaphiden zu-

sammen mit ätherischem Öl an. Nach Solereder (1899, 776 f.) findet sich das Kalkoxalat in Form von Nädelchen, Drusen und sandähnlichen Vorkommnissen. Das ölige Exkret ist im Blatt auf besondere damit erfüllte Zellen verteilt. Das bifaciale *Peperomia*-Blatt ist typisch auf Wasserspeicherung angelegt. Unter der oberseitigen Epidermis ist ein mächtiges Hypoderm ausgebildet, das wäßrigen Zellsaft speichert. Solchen führt auch das Schwammparenchym. Bei *P. magnoliaefolia* beträgt die Dicke von Epidermis und Hypoderm das Mehrfache der übrigen Blattmasse (Solereder, l. c.). Derartig sukkulente Blätter erlauben gewöhnlich den Schluß auf beträchtlichen Säuregehalt, der nach Aubert (1892, 89) dem Wassergehalt geradezu proportional ist. Indes gelang es mir nicht, bei *P. magnoliaefolia* Oxalsäure nachzuweisen.

Bei den Loranthaceen prüfte ich Stengel und Blatt von *Viscum album* L. Im Blatt fällt sofort der außergewöhnliche Reichtum an Kalziumoxalat in die Augen. Das mittlere Mesophyll ist mit Drusen erfüllt; daneben finden sich Sphärite, die zwischen gekreuzten Nicols mit Kreuz leuchten. *Viscum* ist nach Stahl (1900, 641) ohne Wasserausscheidung, womit das Vorkommen des Kalziumoxalats in Übereinstimmung steht. Die Untersuchung ergibt Abwesenheit von gelöstem Oxalat und Gerbstoff.

Die Besonderheiten, denen wir bei dem Exkretionssystem von *Peperomia* begegneten, finden wir wieder bei der sonst sehr abweichend organisierten Aristolochiacee *Asarum europaeum* L. Der oxalsaure Kalk bildet kleine prismatische oder nadelförmige Kristalle. Ferner finden sich in der ganzen Pflanze Sekretzellen, die im Blatt über die Epidermis verteilt sind. Der Inhalt dieser Sekretzellen wird chemisch nicht einheitlich sein. Im Vordergrund steht wohl ätherisches Öl (Solereder 1899, 769 ff.). Solches wurde besonders im Wurzelstock nachgewiesen, für den weiter Zitronensäure, Äpfelsäure und Gummi angegeben werden. Dazu führt die Pflanze eine als Asaron, Haselwurzkampfer bezeichnete Substanz, die oberirdischen Organe neben Zitronensäure „Asarin" (Haselwurzbitter) (Wehmer 1911). Gelöstes Oxalat konnte ich weder im Stiel noch in der Spreite des Blattes nachweisen. Unter ökologischem Betracht werden die genannten ätherischen und bitteren Exkrete als Schutzstoffe gegen animalische Angriffe auf die Pflanze in Frage kommen.

Die bisher geschilderten Objekte waren mit der einzigen Ausnahme von Lonchitis leer von gelösten Oxalaten. Eine größere Anzahl führte Kalziumoxalat. Das Vorkommen von Gerbstoff war auf seltene Einzelfälle beschränkt.

Der Bericht wird ergiebiger werden, wenn wir jetzt die Reihen der *Polygonales* und *Centrospermae* behandeln, denen eine stattliche Zahl oxalsäurereicher Pflanzen angehört (Rhabarber, Ampfer, *Mesembryanthema*).

Polygonaceae.

Aus der Familie der Polygonaceen prüfte ich Vertreter der Gattungen: *Rheum, Polygonum, Rumex, Emex, Oxyria.* Das Kalziumoxalat ist hier in sehr typischer Weise in Form der Drusen abgelagert, wozu bei *Polygonum*-Arten noch Einzelkristalle hinzukommen. Chemisch sind die Polygonaceen durch den Besitz von Glykosiden gekennzeichnet, die ihren Sitz vor allem in den unterirdischen Teilen der Pflanzen haben. Diese Glykoside sind leicht zersetzlich und liefern als Spaltprodukte unter anderen die bekannten Stoffe Chrysophansäure und Emodin. Äpfelsäure, Oxalsäure und deren Salze, sowie Gerbstoffe sind weit verbreitet, dagegen fehlen gänzlich die Alkaloide (Wehmer, 1911). Selten sind Sekretbehälter mit ölig-harzigem Inhalt, wie sie *Polygonum Hydropiper* besitzt.

Rheum.

Die Aziditätsverhältnisse des Rhabarbers sind mehrfach mit makrochemischen Methoden behandelt worden. Hierbei ist zu beachten, daß die gelösten sauren Oxalate nur einen Bruchteil der Stoffe ausmachen, die an der Azidität teil haben. Diese dürfte überwiegend auf Äpfelsäure beruhen, die als saures Kaliumsalz angesprochen wird (Wehmer, l. c.). Otto (1897) untersuchte z. B. die Blattstiele verschiedener Spezies und fand große Schwankungen der Azidität von Art zu Art sowohl wie auch bei derselben Pflanze während der einzelnen Vegetationsperioden. Allen *Rheum*-Arten eigentümlich ist die Zunahme des Säuregehaltes bis zur Blütezeit und für einige noch darüber hinaus; bei anderen folgt dann wiederum Abnahme. Im Durchschnitt steigt der Säuregehalt bis zur Blütezeit, um nachher wieder abzunehmen. Die gelösten Oxalate betragen etwa 0,2—0,3 % des Saftes. — Kraus (1884, 150) beobachtete stetige Vermehrung der Säuren; wie bei *Bryophyllum* und *Cochlearia* fand er bei *Rheum* neben der absoluten Säurezunahme eine relative, die darin besteht, daß beim Wachsen die Bildung der Säuren rascher fortschreitet als die der übrigen Substanzen.

Was die täglichen Säureschwankungen betrifft, so gab Lange (1886) für *Rheum officinale* Entsäuerung durch das Tageslicht an, was nach dem Autor im Pflanzenreich ganz allgemein sein soll. Umgekehrt findet Steinmann (1917) Erhöhung der Azidität im Licht, Abnahme bei Verdunkelung während der Tages- oder Nachtzeit, sowie Ableitung der Säure aus der Spreite in den Stiel; Steinmann folgert daraus die physiologische Verwandtschaft der *Rheum*-Säuren mit den Kohlehydraten und möchte in jenen ebenfalls Assimilationsprodukte erblicken.

Über den Anteil der Oxalsäure und ihrer Salze an der Turgorkraft von *Rheum* hat de Vries (1884) Ermittelungen angestellt. Im Sproßgipfel von *Rheum officinale* beträgt dieser Anteil 37,5 %, im wachsenden Blattstiel von *Rh. hybridum* 62,3 % der gesamten Turgorkraft (de Vries, l. c. 581). —

Ich prüfte mikrochemisch die oberirdischen Teile bei mehreren *Rheum*-Arten und fand zunächst immer Gerbstoff. Die Quantität dieses ist, nach der Intensität des Reaktionsausschlages zu urteilen, bei den einzelnen Arten sehr wechselnd. Deutlich adstringierenden Geschmack zeigen z. B. die Spreiten von *Rh. palmatum* L., *leucorrhizum* Pall., *Collinianum* Bail. In dem Maße, wie die Gerbstoffreaktion zurücktritt, läßt sich bei derselben Pflanze das Auftreten und Vorwiegen gelöster Oxalate verfolgen. Dies zeigt sich deutlich, wenn man von der Blattspreite auf den Stiel übergeht, der also allgemein die geringere Gerbstoffmenge, den höheren Oxalatgehalt aufweist. Steinmann (l. c.) fand das Maximum der Blattazidität in der Mitte des Stiels.

Eine sehr saure Spezies ist *Rheum undulatum* L. Die Blattspreite führt die gelösten Oxalate im Schwammparenchym. Die Epidermis läßt schwache Gerbstoffreaktion erkennen, die sich im Mesophyll bedeutend verstärkt. Es sind einzelne Zellen hiervon besonders auffallend gerbstoffhaltig, und in der Peripherie der Gefäßbündel treten die Gerbstoffzellen zu einer scheidenartigen Umhüllung zusammen. Die Spreite ist unterseits an den Nerven etwas behaart; diese Haare führen keine Oxalsäure, zeigen dagegen schwache Gerbstoffreaktion.

Der Blattstiel ist ungemein saftreich. Er zeigt unter der Epidermis einen zusammenhängenden ansehnlichen Ring von Kollenchym, auf den das dünnwandige, nach innen Größenzunahme seiner Zellen aufweisende Grundparenchym folgt. In dieses sind die zerstreut stehenden Gefäßbündel eingebettet (Solereder, 1899, 755 ff.). Das Grundgewebe, einschließlich des Kollenchyms, enthält enorme Mengen gelöster Oxalate. Die peripheren Zellagen sind auf dem Schnitt durch ein mit Ferrolösung injiziertes Stück des Blattstiels etwas reicher an Ferrooxalat-Niederschlag als die der Mitte genäherten. Die Epidermis läßt etwas gelöstes Oxalat sowie Spuren von Gerbstoff erkennen, der sich deutlicher in einigen Grundgewebezellen und in den Umscheidungen der Bündel nachweisen läßt. Der Gerbstoff tritt aber im Blattstiel jedenfalls nur wenig in die Erscheinung. Analoge Verteilungsverhältnisse zeigt der Blütenschaft dieser Spezies. Die gelösten Oxalate sind vorwiegend in der primären Rinde lokalisiert und treten gegen das Mark hin zurück. Nur die Gefäßbündelscheiden und die Siebteile der Bündel sind gerbstoffhaltig.

Ähnliche Lokalisationsverhältnisse der Oxalate und Gerbstoffe begegnen uns bei *Rh. palmatum* L. var. *tanguticum* und *crassinervium* Fisch. Die erstgenannte Art läßt aber in der Spreite keine Oxalsäure mehr erkennen, während im Blattstiel das Gerbstoffvorkommen auf die Epidermis reduziert ist. Gänzliches Ausbleiben der Oxalatreaktion und Gerbstoffgehalt des Mesophylls sind auch für die Spreite von *Rh. leucorrhizum* Pall. anzugeben. — Bei *Rh. crassinervium* führt wiederum das Schwammparenchym der Spreite Oxalat und Gerbstoff zugleich, diesen auch in den

Blattrippen. Die Spreite ist beiderseits mit einem dichten grauen Haarfilz bekleidet, in dessen Elementen aber weder Säure noch Gerbstoff nachweisbar sind.

Die mitgeteilten Befunde legen es nahe, bei *Rheum* von einem partiellen Vikariieren des Oxalates und Gerbstoffes zu sprechen. Oxalatreiche Organe zeigen schwächere Gerbstoffreaktion als oxalatarme und umgekehrt. — Rein ausgeprägte Beispiele für Vikariation werden uns später begegnen.

Zunächst wollen wir noch die Gattung *Polygonum* charakterisieren, die sich einerseits an die bei *Rheum* geschilderte Sachlage anschließen läßt, zum anderen aber besondere Beziehungen aufzuweisen hat.

Polygonum.

Alle von mir untersuchten Vertreter dieser Gattung zeigen im Verfolg der einzelnen Organe Gerbstoffreaktion, die quantitativ von Art zu Art sehr wechselnd ausfällt. Dabei sind zwei Formen von Gerbstoff speichernden histologischen Elementen zu unterscheiden.

Gerbstoffhaltig sind einmal die gewöhnlichen Zellen der Parenchyme, mit Ausnahme der von Kristalldrusen eingenommenen Zellen, die sich von dem gerbstoffhaltigen Gewebe deutlich abheben.

Sodann sind einer Anzahl von Spezies als „Gerbstoffschläuche" bezeichnete Gebilde eigen, wie sie sonst z. B. von Sambucus, vielen Leguminosen, Aroideen, Farnen bekannt geworden sind[1]). Bei *Polygonum* hat E. Schmidt (1879) auf sie aufmerksam gemacht. Die Gerbstoffschläuche entstehen, wie E. Schmidt gezeigt hat, durch Auswachsen einer Zelle und erreichen die Länge des Internodiums, so daß bis 13 cm lange Schläuche zu beobachten sind. Ihre Lage wechselt etwas von Art zu Art. Bei *P. amphibium* fand sie Schmidt in der Peripherie des Marks und unmittelbar nach außen vom Bast. Bei *Fagopyrum* liegen sie meist am Bast, selten im Mark. *Polygonum tataricum* besitzt auch in der Rinde Schläuche. Sie treten nie in der Wurzel auf, sind dagegen häufig im Blattstiel und Hauptnerv der Spreite anzutreffen. Ihr Inhalt ergibt, so lange sie nicht erwachsen sind, ausgesprochene Gerbstoffreaktion: Mit Kaliumbichromat die dunkelbraune Fällung, mit Eisensalzen Blaufärbung. Im Alter tritt eine gelatinöse Masse auf. Nie führen diese Schläuche Stärke[2]). Ihre Wandung bleibt zart und auf dem Querschnitt sind sie kaum von den benachbarten Parenchymzellen zu unterscheiden, mit denen sie im Durchmesser etwa übereinstimmen (Schmidt, l. c.).

Schmidt fand diese Gerbstoffschläuche bei den Spezies *Hydropiper*, amphibium, *Persicaria, lapathifolium, orientale,* allen Arten von *Fagopyrum*; sie fehlen bei *P. salicifolium, Bistorta, cuspidatum, Convolvulus, dumetorum, divaricatum* u. a.; ebenso werden sie bei den Gattungen *Rumex, Rheum, Oxyria* vermißt.

---

[1]) de Bary (1877, 160 f.); Haberlandt (1896, 444).
[2]) de Bary (1877), 160f. — Kraus (1889), 59.

Nach den Wahrnehmungen an meinem *Polygonum*-Material kann ich die Angaben von Schmidt bestätigen. Man sieht die Gerbstoffschläuche oft die Gefäßbündel begleiten und wenn sie im Parenchym angetroffen werden, so ist die Rinde und die Peripherie des Marks der Ort ihrer Lagerung. Wenn wir sie nicht im zentralen Mark vorfinden, so entspricht dies einer bei *Polygonum* deutlichen Tendenz des Gerbstoffvorkommens, die Mitte der achsenförmigen Organe zu meiden und dafür die Peripherie dieser zu suchen.

Besonderes Interesse erregen nun diejenigen Spezies, die in solchen achsenförmigen Organen — Stengeln, Blattstielen — Gerbstoff und zugleich gelöste Oxalate führen. Man kann dann mittels der Ferrolösung leicht feststellen, daß die gelösten Oxalate am reichsten im zentralen Parenchym (Mark) vertreten sind. Dies wäre also ein Beispiel für das Vikariieren beider Stoffe auf dem Querschnitt desselben Organs. Da die gelösten Oxalate nur einigen der untersuchten *Polygona* eigen sind, bei anderen gänzlich fehlen und auch in diesen die Gerbstofflokalisation vorwiegend peripher ist, so liegt die Vermutung nahe, daß der Schutz gegen animalische Angriffe bei *Polygonum* ganz vornehmlich dem Gerbstoffgehalt zufällt. Auf den äußeren „Schutzwall", der bereits im hypodermalen Kollenchym beginnt, folgt noch ein inneres, durch die Gefäßbündelscheiden und das Phlöem repräsentiertes Schutzsystem. Hier sind dann oft die größten Gerbstoffmengen gespeichert. Jenseits des Leitsystems verliert sich der Gerbstoff nachweislich sehr schnell.

In dieser Weise verhalten sich Stengel, Rhizome und Blattstiele. Reich an Gerbstoff und im allgemeinen frei von gelöstem Oxalat sind die Wurzeln. Hier wird das gesamte Parenchym von Gerbstoff erfüllt vorgefunden. In den Wurzeln scheinen überdies auch die sonst überall verbreiteten Drusen von Kalziumoxalat zu fehlen.

Welche allgemeinen Verhältnisse sind nun bei der Untersuchung der Blattspreiten anzutreffen?

In den Spreiten herrscht der Gerbstoff bei weitem vor. Ihm gegenüber tritt gelöstes Oxalat sehr zurück und es kann in der Spreite gänzlich fehlen, wo es im Blattstiel und Stengel mit Sicherheit nachweisbar war; ein Verhalten, das an jenes mancher *Rheum*-Arten erinnert. Der Ort seines Auftretens ist gewöhnlich die Epidermis, in der sich zugleich Gerbstoff nachweisen läßt. Die Gerbstoffreaktion fällt in den Epidermen immer sehr lebhaft aus, besonders in der oberseitigen Epidermis, mit der verglichen die Unterseite zurücksteht. Wie *P. aviculare* erkennen läßt, sind die Schließzellen der Spaltöffnungen frei von Gerbstoff. Dagegen kann er in Haargebilden, wie sie die Unterseite bei *Bistorta* trägt, deutlich nachweisbar werden. Das Mesophyll birgt Gerbstoffe im Palissaden- wie im Schwammparenchym, mitunter in jenem die größere Menge. Auffallende Beziehungen bestehen bei *P. tataricum*. Hier begleiten Gerbstoffschläuche die Nerven-

bündel, und das ganze Mesophyll ist gerbstoffleer. Auch sonst kann sich die Umgebung der Gefäßbündel bisweilen durch größeren Gerbstoffgehalt von dem übrigen Mesophyll abheben, und wir haben darin eine Fortsetzung des Verhaltens zu sehen, wie es vorhin die Schilderung der achsenförmigen Organe hervorgehoben hat.

Gehen wir jetzt noch etwas näher auf die Besonderheiten der einzelnen Spezies ein, wie sie der Vergleich des untersuchten Materials aufzeigt.

Was das Vorkommen des Kalziumoxalats angeht, so ist seine gewöhnliche Erscheinungsform, wie bemerkt, die der Drusen. Ich fand diese in allen Teilen der Pflanzen, mit Ausnahme der Wurzeln. Andererseits besitzen *P. Fagopyrum* und *tataricum* neben den Drusen noch Einzelkristalle. Der Kristallgehalt von *Fagopyrum* ist von Benecke (1903) eingehend studiert worden. Freilandpflanzen zeigten in den jüngsten Blättern noch kein Kalziumoxalat. Dieses entsteht im Lauf der weiteren Entwicklung in der Spreite besonders längs der Nerven, in Gestalt der Drusen, während die Einzelkristalle — Säulen, Pyramiden, Sphärite — im Mesophyll, und zwar nur im Schwammparenchym sichtbar werden. Größere Leitbündel sind allseitig von Kristallen umgeben; deren Zahl nimmt mit dem Alter zu. Blattstiel und Stengel sind gleichfalls kristallreich. Wie bei *Oplismenus* und *Tradescantia,* befördert auch bei *Fagopyrum* Nitratzufuhr die Produktion von Kalkoxalat, die durch Ammonzufuhr ebenso verringert wird.

Wenn wir das Vorkommen gelöster Oxalate näher verfolgen, so ergeben sich leicht zwei Gruppen: 1. die oxalatführenden und 2. die oxalatleeren *Polygona.* Daß beiden Gruppen der Gerbstoff gemeinsam ist, haben wir hervorgehoben.

1. Zur ersten Gruppe gehört z. B. der soeben erwähnte Buchweizen, *P. Fagopyrum* L. Wir finden in den oberirdischen Teilen der blühenden Pflanze beträchtliche Mengen gelösten Oxalates. Auch die Blattspreite führt es, in den beiderseitigen Epidermen und im Schwammparenchym. Zugleich tritt Gerbstoff in den Epidermen und in Schläuchen auf, die dem Verlauf der Spreitennerven folgen. Im Blattstiel und Stengel speichert das Grundgewebe die Oxalate, während die Epidermis einfache Gerbstoffreaktion aufweist. Diese bleibt im Mark des Stengels aus, der sein Maximum von Gerbstoffreaktion im Bastteil der Bündel zeigt. In der Wurzel, die bei Abwesenheit von Oxalaten den stärksten Ausschlag der Gerbstoffreaktion verzeichnen ließ, ist es das Parenchym, das so mächtige Quantitäten enthält. — Die nahe verwandte Art *tataricum* L. ergibt in allem Wesentlichen den gleichen Befund. Der Blattstiel führt hier weit größere Oxalatmengen als der Stengel.

Hieran können wir *P. filiforme* Thbg. und *polystachyum* Wall. anreihen, die bei stärkerer Verbreitung des Gerbstoffs rücksichtlich der Oxalatlokalisation mit den vorgenannten übereinstimmen. Bei beiden fällt indes der Grad der Oxalatreaktion schwächer aus; bedeutendere Mengen von kristallinem Ferrooxalat traten bei

der Untersuchung der injizierten Stengelknoten von filiforme zutage, sehr geringe Mengen im Rhizom derselben Art. Im Blattstiel und im peripheren Mark des Stengels von filiforme waren Gerbstoffschläuche erkennbar, die bei polystachyum fehlen. Gerbstoffhaltig sind weiter: Epidermis, Rinde, Siebteil, Holzparenchym, Gefäßbündelscheide und das periphere Mark. — Beide Arten sind auch in den Spreiten reich an Gerbstoff: Die Epidermis und das Palissadenparenchym führen mehr davon als das Schwammparenchym. Bei filiforme ist die oberseitige Epidermis im Gerbstoffgehalt gegen die der Unterseite bevorzugt. — Mit früheren Befunden in Übereinstimmung, sind die Wurzeln frei von gelöstem Oxalat wie von unlöslichem Kalkoxalat, dagegen erfüllt von Gerbstoff.

Ähnliche Ergebnisse zeitigt die Untersuchung bei den ebenfalls mit Gerbstoffschläuchen ausgestatteten Formen *lapathifolium* L. und *Persicaria* L.: Das gelöste Oxalat ist im Markparenchym der Stengel, besonders der saftreichen Nodi lokalisiert, während der Gerbstoff wiederum durch periphere Lagerung in die Augen fällt. Ob die Spreiten dieser Arten Oxalat enthalten, mag bezweifelt werden. Bei *Persicaria* fiel die Reaktion jedenfalls negativ aus, indes sich Gerbstoff nachweisen ließ.

Bereits gesagt worden ist, daß es an gelöstem Oxalat reiche *Polygona* gibt, die jenes in den Blattspreiten vermissen lassen. Typisch für dieses Verhalten ist das eingehender untersuchte ostasiatische *P. cuspidatum* Sieb. et Zuccar., das in einem Sommer hohe Büsche mit Trieben von einer Länge bis 4 m bilden kann[1]).

Immer suchte ich in der Spreite vergebens nach gelöstem Oxalat, indes Drusen stets feststellbar waren. Dafür dominiert sehr deutlich der Gerbstoff: Besonders reich daran ist das Mesophyll —, das Palissaden- und das Schwammgewebe in gleichem Maße, wogegen der Gerbstoffgehalt der Epidermen zurücktritt. Dabei ist wiederum die oberseitige Epidermis wesentlich reicher an Gerbstoff als die der Unterseite. Gerbstoffschläuche führt die Pflanze nicht. Der Vergleich mit den Spreiten von *P. Fagopyrum* und *tataricum* ergibt also ein in mehrfacher Hinsicht gegensätzliches Verhalten.

Im Unterschied von der Spreite erfolgt im Blattstiel und Stengel von *P. cuspidatum* bei der Behandlung mit Ferrolösung sehr ausgesprochene Oxalatreaktion. In der bekannten charakteristischen Weise sehen wir das Ferrooxalat wiederum im Mark des Stengels niedergeschlagen. Jedoch trifft dies nur für die jungen Stengelpartien zu; die älteren Internodien sind hohl, zeigen indes in der Rinde oder in den Resten des Marks durch geringere Mengen von Ferrooxalat an, daß auch hier Oxalsäure gespeichert wird.

Das verholzte Rhizom ist leer von gelöstem Oxalat, führt Drusen von Kalziumoxalat, sowie in allen Geweben sehr viel Gerbstoff, mit Ausnahme des Libriforms, des Sklerenchyms und

---

[1]) Hämmerle, J., Diss. Göttingen. 1898.

des Marks. Die Gerbstoffarmut des Marks hat auch Hämmerle (l. c.) wahrgenommen, der über die Gerbstofflokalisation in den Internodien Angaben macht. Nach ihm sind gerbstoffhaltig: Kollenchym, Rinde, Stärkescheide, Parenchym des Siebteils, Markstrahlen, sowie das innere Sklerenchym, das die Gefäßbündel gegen das Mark absondert. Die Tendenz zur peripheren Gerbstofflagerung und die intensive Reaktion des Siebteils konnte Hämmerle noch im Blütenstand feststellen. Auch im Blattstiel trifft man auf die nämliche Bevorzugung des peripheren Parenchyms.

Von oxalathaltigen *Polygonum*-Arten sei noch auf *P. divaricatum* L. eingegangen. Mit *cuspidatum* stimmt diese Art darin überein, daß die drusenhaltige Spreite im übrigen oxalatfrei ist und in der Epidermis — mit Bevorzugung der oberseitigen — und im Mesophyll Gerbstoff führt. Hier fällt auch im Blattstiel und Stengel die Oxalatreaktion meist negativ aus, indes große Quantitäten von Gerbstoff peripher und im Siebteil lokalisiert sind. Merkwürdigerweise konnte ich im Rhizom und in den Seitenwurzeln gelöstes Oxalat finden. Das Mark des Rhizoms war im mit Ferrolösung injizierten Material dicht mit kristallinem Ferrooxalat erfüllt. Die Nebenwurzeln zeigten dieses im Parenchym. Dabei speichert der Siebteil des Rhizoms große Mengen von Gerbstoff, der im zentralen Mark und in der Rinde fehlt. Das Parenchym der Nebenwurzeln erwies sich gleichfalls als gerbstoffleer.

Wir schließen aus diesen und früher mitgeteilten Befunden, daß bei *Polygonum* eine Tendenz zur Sonderung oxalathaltiger und gerbstoffhaltiger Gewebe besteht, wenn wir auch nach dem von gewissen Blattspreiten Gesagten an dem gleichzeitigen Vorkommen von gelöstem Oxalat und Gerbstoff in den nämlichen Zellen nicht zweifeln dürfen. Daß drusenhaltige Zellen gerbstofffrei zu sein pflegen, möge zu diesem Tatbestand hinzugenommen werden.

2. Außer diesen in ihren Säften Oxalsäure führenden *Polygonum*-Arten gibt es eine Gruppe von Spezies, die durch Abwesenheit der gelösten Oxalate gekennzeichnet ist. Alle untersuchten Formen führen aber Drusen von Kalziumoxalat. Allgemein läßt sich sagen, daß die Gerbstoffreaktion intensiver ausfällt als in den Organen der Gerbstoff und Oxalsäure zugleich enthaltenden Pflanzen. Doch besteht auch hier in den achsenförmig gestalteten Organen die Richtung auf periphere Lagerung des Gerbstoffs. Immerhin braucht dabei das Mark nicht geradezu leer an Gerbstoff zu sein. So findet man im Stengelmark von *Polyg. affine* D. Don., einer in allen Teilen überaus gerbstoffreichen Art, isolierte aufsteigende Zellreihen, die mit Gerbstoff erfüllt sind und durch gerbstofffreie Zellreihen voneinander getrennt werden. Indes nimmt die Gerbstoffreaktion nach dem Markzentrum hin ab. In der Spreite sind alle Gewebe sehr reich an Gerbstoff, im Blattstiel ebenso Epidermis, Phloem und Parenchym mit sichtlicher Abschwächung nach der Mitte hin.

Andere Arten weisen ganz Ähnliches auf. Bei *P. Laxmanni* Lepech. scheint das Schwammparenchym das gerbstoffhaltige Mesophyll zu repräsentieren; bei *P. bistorta* L. sah ich, abweichend von der Angabe bei Kraus (1889, 53), der nur in den Gefäßbündelscheiden Gerbstoff fand, daß das Mesophyll der Epidermis gegenüber im Gerbstoffgehalt begünstigt ist. Die Spreitenunterseite von *bistorta* trägt gerbstoffhaltige einzellige Trichome. Die Spezies ist eines der klassischen Beispiele für Gerbstoffreichtum; das Rhizom enthält davon 19,7 % (Wehmer, 1911).

P. aviculare L. verhält sich typisch. Wir finden Gerbstoff in der Epidermis des Stengels und des Blattes; im Stengel außerdem in der parenchymatischen Umscheidung der Gefäßbündel, zentral aber nur spärlich im periphersten Mark. Im Blatt sind die Schließzellen der Spaltöffnungen gerbstoffleer.

Die bisher genannten oxalsäurefreien *Polygona* sind dadurch eigentümlich, daß sie trotz des hohen Gerbstoffgehalts, der den meisten von ihnen eignet, keine Gerbstoffschläuche bilden. Für *P. Hydropiper* L. gibt Schmidt (l. c.) solche an. Im Stengel fand ich wiederum periphere Gerbstofflagerung. Die Spreite ließ dagegen die Gerbstoffreaktion vermissen.

Peltrisot (1903) hat das Sekretionssystem von *Hydropiper* eingehend untersucht. Gerbstoff fand er einmal in Zellen der Parenchyme, mit deutlicher Anordnung zu den vorhin beschriebenen Längsreihen, die er auch im Mark gesehen haben will. Weiter wiederholt Peltrisot die Angabe von Schmidt über das Vorkommen von Gerbstoffschläuchen. Er sah diese im Stengel am Außenrande des Sklerenchymringes und konnte sie bis in die Wurzel hinein verfolgen. — Von anderen *Polygonum*-Arten ist *Hydropiper* durch den scharfen Geschmack der oberirdischen Teile unterschieden. Als Pflanzenstoff wird „Polygonumsäure" angegeben, die manche als ein Gemenge von Gallus- und Gerbsäure ansehen (Wehmer, 1911). Peltrisot fand im Blatt und Stengel eigentümliche schizogene Interzellularen, die sich zwischen vier Zellen epidermalen Ursprungs bilden und später ins Mesophyll bezw. die Rinde eingesenkt werden. Der Inhalt dieser Sekretbehälter ist von ölig-harziger Beschaffenheit. Ökologisch mag diesem Exkret eine ähnliche Wirkung zukommen, wie den Ölkörpern der Lebermoose: Der scharfe Geschmack wird die Pflanze gegen die Beschädigung von seiten der Tierwelt sicherstellen. Interessant ist, daß Peltrisot diese Sekretbehälter nicht in der gerbstoffreichen Wurzel beobachtet hat, dagegen ganz überwiegend in der Spreite, die, wie vorausgeschickt, gegenüber dem Gerbstoffreagens negativ bleibt. Wurzel und Blatt zeigen also das Vikariieren von Gerbstoff und öligem Exkret bei derselben Pflanze; der Stengel nimmt eine vermittelnde Stellung ein.

Rumex.

Die Lokalisation der Oxalsäure bei Vertretern der Gattung *Rumex* ist von Gießler (1893) näher studiert worden. Mir

kam es mehr auf die hier sehr ausgeprägten Vikariationsverhältnisse von Art zu Art an, die den Oxalatgehalt einerseits, den Gerbstoffgehalt andererseits betreffen.

1. Den Typus der ausgesprochenen Oxalatpflanze stellt *Rumex scutatus* L. dar. Gerbstoff vermochte ich in den oberirdischen Teilen der Pflanze mit Sicherheit nicht nachzuweisen. Gießler (l. c. 13 f.) fand in der Spreite sehr erhebliche Säuremengen, die vornehmlich in den beiderseitigen Epidermen lokalisiert sind, mit Ausnahme der säurefreien Spaltöffnungsschließzellen. Das an die Epidermen angrenzende schwach chlorophyllhaltige Mesophyll zeigte nur geringe Oxalatreaktion, das mittlere drusenführende Assimilationsparenchym war in des genannten Autors Untersuchung leer von gelöstem Oxalat. Im Blattstiel und Stengel sind die Epidermen weniger reich an gelöstem Oxalat als das Grundgewebe, das besonders als zentrales farbloses Markparenchym sehr große Säuremengen speichert. Gießler spricht in diesem Zusammenhange von einem antagonistischen Verhältnis zwischen Oxalat- und Chlorophyllgehalt der Gewebe. Die Gefäßbündelscheide hatte nur unerhebliche Säuremengen aufzuweisen, Zellen mit Kristalldrusen waren säureleer. Im Rhizom verschwinden die gelösten Oxalate nahezu, in den Wurzeln fehlen sie, und dafür kommen hier Gerbstoffe zur Geltung (Gießler, l. c., 14 f.).

Injiziert man ein Stengelstück von *Rumex scutatus* mit Ferrolösung, so erhält man vor allem im großzelligen Mark ungeheure Mengen von kristallinem Ferrooxalat. Auch die Rinde zeigt die Reaktion unverkennbar an. Wir machten von diesem Befunde bereits Gebrauch, als wir im methodischen Teil die Grundlagen der Lokalisierung prüften und verwendeten Stengel und Blattstiel dieser Pflanze in den betreffenden Versuchen (S. 302 ff.).

Im Blattstiel scheint, was den Angaben von Gießler entgegen und seine Auffassung vom Antagonismus zwischen Säure und Chlorophyll nicht zu stützen geeignet ist, die größere Oxalatmenge im peripheren Grundgewebe lokalisiert zu sein, indes mit Ausnahme des Kollenchyms, das am Umfange des Blattstiels, besonders in den Kanten, in Form isolierter Gewebestränge ausgebildet ist und auf den Schnitten aus injiziertem Material das Ferrooxalat seltener erkennen läßt. Gelöstes Oxalat ist auch in der Epidermis des Blattstiels enthalten.

Wie *R. scutatus* verhielt sich auch *R. Patientia* L. Das Blatt enthält, wie ich im Mai und später im August, als die Hauptachse bereits verdorrt war, an grundständigen Blättern feststellen konnte, in Stiel und Spreite gelöstes Oxalat

Gießler fand in den ausgepreßten Blatt- und Stengelsäften der Pflanze sowie in den Parenchymen nur minimale Oxalatmengen und gibt andererseits das Vorkommen von Gerbstoff an[1]). Vielleicht liegt diesem Unterschied der Angaben ein nicht einheitliches Untersuchungsmaterial zugrunde.

[1]) Gerbstoff fand auch Berthold im Blatt, in der Epidermis und der Umgebung der Bündel (1898, 191).

2. Den äußersten Gegensatz zu diesen nahezu gerbstofffreien und dabei oxalsäurereichen Ampferarten bezeichnen jene Spezies, die in ihren Geweben keine Spur gelöster Oxalate erkennen lassen, dagegen durch hohen Gerbstoffgehalt ausgezeichnet sind. Drusen von Kalziumoxalat besitzen sie ebenso wie die Pflanzen der ersten Gruppe. Hierher gehören die gleichfalls von Gießler untersuchten Arten *R. salicifolius* Weinm. und *sanguineus* L. Die Säfte dieser Pflanzen reagieren, wie ich mich mit Blättern und Stengeln von *salicifolius* überzeugen konnte, gegen Lackmuspapier sauer.

Die Spreite von *R. salicifolius* führt den Gerbstoff in Epidermis und Mesophyll, besonders reichlich in der Umgebung der Nervatur, die Mittelrippe auch in den peripheren sklerenchymatischen Elementen. *Sanguineus* zeigt Bevorzugung der Epidermis und Gefäßbündelscheiden, und die oberseitige Epidermis übertrifft, wie bei *Polygonum*, an Gerbstoffgehalt die der Unterseite. Dort wo die Epidermis über die Blattnerven hinweggeht, sind ihre Zellen beiderseits reich an Gerbstoff.

Die Blattstiele ergeben in der Epidermis und im Grundgewebe, einschließlich des Kollenchyms, die Gerbstoffreaktion. Was die Gerbstofflokalisation in den Stengeln dieser Arten betrifft, so ist gegenüber *Polygonum* hervorzuheben, daß Mark und Rinde in gleich hohem Maße Gerbstoff enthalten. Eine periphere Bevorzugung ist hier nicht zu bemerken. Bei *sanguineus* sind nur das Sklerenchym vor dem sekundären Bast und das Libriform frei von Gerbstoff. Im übrigen finden sich im verholzenden Stengel dieser Art große Quantitäten davon im Mark, den Markstrahlen des sekundären Bastes und Holzes, im sekundären Bast, in der primären Rinde, der Epidermis und sehr viel im Kollenchym unter der Epidermis.

Bei so ausgesprochenem Gerbstoffreichtum wird man nicht fehlgehen, wenn man darin ein Schutzmittel gegen die Tierwelt vermutet, in derselben Weise wie der Gehalt an Oxalsäure den Formen *scutatus* und *Patientia* von Vorteil ist (Stahl, 1888, 40). Beide Schutzmittel vikariieren also miteinander von Art zu Art.

3. Es gibt noch eine dritte Gruppe von *Rumex*-Arten, die zwischen jenen beiden vermittelt. Zu ihr gehören die Spezies, die in ihren Organen gelöstes Oxalat und Gerbstoff zugleich enthalten, was im Sinne der Schutztheorie als ,,Häufung" der Schutzmittel (Stahl, 1888) aufzufassen ist.

Rumex acetosa L. mag als typischer Vertreter etwas eingehender besprochen werden (Stahl, 1888, 40). Der Oxalatgehalt ist von Berthelot und André (1886) sehr genau geprüft worden, insbesondere die quantitative Beziehung zwischen jenem und dem Kalkgehalt, auch mit Verfolg der zu den verschiedenen Entwicklungsstufen der Pflanze veränderlichen Verhältnisse. Gießler (l. c. 10 ff.) studierte die Lokalisation der Oxalsäure und kam zu Ergebnissen, die mit denen von *R. scutatus* im ganzen übereinstimmen. In der Spreite fand er die Säure in den Epidermen mit Ausnahme der Schließ- und meist auch der Nebenzellen der Stomata lokalisiert.

Ich untersuchte die Spreite in der Weise, daß ich die abgezogene Epidermis für sich und Schnitte des Mesophylls für sich auf Objektträgern mittels Ferrolösung prüfte. Nach einiger Zeit des Einwirkens konnte ich in den Epidermiszellen die charakteristischen Einzelkristalle des Ferrooxalats wahrnehmen, die sich an den kontrahierten Protoplasten angesetzt hatten. Die Schließzellen der Spaltöffnungen fand ich frei davon. Innerhalb des Protoplasten jener die Oxalsäurereaktion zeigenden Epidermiszellen war gleichzeitig Gerbstoffreaktion erkennbar: Der Protoplast führt schwarze Gerbstoffkügelchen. In der Epidermis werden also zugleich gelöstes Oxalat und Gerbstoff gespeichert. — Im Unterschied zur Epidermis ließ das isolierte Mesophyll weder den einen noch den anderen Stoff erkennen.

Nach Gießler speichern jüngere Blätter im Mesophyll reichlich Gerbstoff. Derselbe Autor fand im Blattstiel und Stengel gelöstes Oxalat und Gerbstoff zugleich vor in Epidermis, Kollenchym und Rindenparenchym (l. c. 36); die oxalatfreie Gefäßbündelscheide ist gerbstoffhaltig. Das Markparenchym ist reich an Säure, diese fehlt dagegen gänzlich den Gefäßbündelelementen (l. c. 12 f.).

Nach Gießler ist auch die Wurzel vollkommen säureleer (l. c. 13). Berthelot und André (l. c.) fanden in der Wurzel fast nur Kalziumoxalat, gelöste Oxalate immer nur in Spuren. Ich glaube, daß auch diese Spuren noch als Ferrooxalat nachweisbar sind. Meine Untersuchung richtete sich auf Wurzelmaterial, das Mitte Mai mit essigsaurer Ferrolösung injiziert worden war. Auffallend ist der Drusenreichtum der älteren im Verholzen begriffenen Wurzeln. Diese führen zudem, besonders im peripheren Parenchym, bedeutende Mengen von Gerbstoff. Anders verhielten sich junge Wurzeln. In diesen fehlten nahezu Drusen und Gerbstoffreaktion, dafür zeigte das Parenchym sehr deutlich geringe Fällung von Ferrooxalat. Es muß also im Verlauf der Wurzelentwicklung ein Wechsel stattfinden, derart, daß die gelösten Oxalate durch Kalziumoxalat ersetzt werden und die Gewebe sich zugleich mit Gerbstoff anfüllen. In Übereinstimmung mit diesen mikrochemischen Befunden stehen die zahlreichen Angaben der Literatur über Zunahme des Kalziumoxalats (der Drusen) mit dem Alter der Organe (de Vries 1884, 597; Schimper 1888, 83 und 100 f.). — Berthelot und André (l. c.) bemerkten, daß bei *R. acetosa* im Laufe der Entwicklung der Gesamtgehalt an quantitativ bestimmbarer Oxalsäure, mag sie gelöst oder als Kalksalz vorkommen, absolut zunimmt, dabei relativ etwas abnimmt, indem die sonstigen Baustoffe der Pflanze absolut rascher zunehmen. Gleiches konnte Kraus bei seinen Aziditätsbestimmungen für die Pflanzensäuren als allgemeine Regel aufstellen, wovon indes das früher geschilderte Verhalten von *Rheum* eine Ausnahme macht (Kraus 1884, 148; de Vries 1884, 560, 582).

Durch gleichzeitigen Gerbstoff- und Oxalatgehalt sind ferner *R. acetosella* L. und *alpinus* L. ausgezeichnet. Bei *alpinus* sind

in der drusenführenden und mit Lackmus saure Reaktion liefernden Spreite nur noch geringe Mengen von Oxalsäure erkennbar; Gerbstoff tritt hier in der beiderseitigen Epidermis, in den Haaren der Unterseite, sowie im Mesophyll hervor. Im Blattstiel sind (*alpinus*) Gefäßbündelscheide, Epidermis und Parenchym gerbstoffhaltig, und das Parenchym speichert außerdem gelöstes Oxalat in deutlich nachweisbaren Mengen.

Ans Ende der untersuchten Polygonaceen stellen wir die Gattungen *Oxyria* und *Emex*. Beide ordnen sich dem Typus der ausgesprochenen Oxalsäurepflanzen ein, in deren oberirdischen Teilen Gerbstoff nicht nachweisbar ist. *Oxyria elatior* R. Br. führt im drusenreichen Blatt und im Stengel enorme Säuremengen, und ähnliches kann von *Emex centropodium* Meißn. gesagt werden.

Centrospermae.

Die Reihe der *Centrospermae* umfaßt eine Anzahl von Familien, die für unseren Gegenstand ein ergiebiges Material geliefert haben. Das Kalziumoxalat ist immer in charakteristischen Formen vorhanden; in sehr vielen Fällen sind gelöste Oxalate aufs beste nachweisbar; und die Beziehungen zum Gerbstoffvorkommen treten bestimmt und klar zutage.

Die untersuchten Gattungen und Spezies gehören zu den Familien der *Chenopodiaceae, Amarantaceae, Phytolaccaceae, Aizoaceae* und *Portulacaceae*.

Chenopodiaceae.

Ein bezeichnendes gemeinsames Merkmal aller untersuchten Vertreter ist das Fehlen des Gerbstoffes. Innere Sekretbehälter treten bei den Chenopodiaceen nicht auf (Solereder 1899, 740). Immer konnte ich Kalziumoxalat — in Drusen oder als Kristallsand — in allen darauf durchmusterten Organen finden. Dazu vermochte ich gleichfalls überall, wo ich die Reaktion stellte, gelöste Oxalate nachzuweisen, die in den betreffenden Pflanzen in großen Quantitäten enthalten sind. *Beta trigyna, Atriplex hortensis* L. und *crassifolia* C. A. Mey., *Chenopodium bonus Henricus* L. sind Beispiele für diesen Typus der Oxalatpflanzen. In dieser Weise verhalten sich Spreite und Stiel der Blätter, die Stengel und auch die Wurzeln.

Spinacia oleracea L. speichert in der Rinde des Stengels und im peripheren chlorophyllhaltigen Parenchym des Blattstiels gelöstes Oxalat, wogegen das Stengelmark und das innere blasse und großzellige Parenchym des Blattstiels nahezu oder gänzlich leer daran sind. Dieses Beispiel bestätigt den von Kraus aufgestellten allgemeinen Satz, daß in Stengelorganen die Rinde bezw. das grüne Gewebe saurer ist als das Mark (Kraus 1884, 148). In diesen zentralen Parenchymen sind aber die Drusen in großer Zahl anzutreffen. Die ergiebigste Oxalatreaktion wurde bei derselben Pflanze in der Spreite erhalten, die, neben ihrem Reichtum an Drusen, größten somit den Gehalt an Oxalsäure aufzuweisen hat. Es ist dies eine Bestätigung für jene andere

Aziditätsregel von Kraus (l. c. 146), wonach im allgemeinen die Spreiten der Blätter den höchsten Säuregehalt besitzen. (Berthelot und André 1885, 359; 1886, 996.)

Die Lokalisationsverhältnisse in der Blattspreite wurden an *Beta vulgaris* var. *maritima* L. studiert. Das in heiße essigsaure Ferrolösung getauchte Material gibt davon ein anschauliches Bild. Die Spreite, die salzigen Geschmack verrät, ist mit einer beiderseits Spaltöffnungen führenden Epidermis überkleidet. Das bifaziale Mesophyll besteht aus einem mehrschichtigen Palissadengewebe und dem ebenso hohen Schwammgewebe. In den Zellen, die den Übergang beider Parenchyme bezeichnen, finden sich drusig geballte Ablagerungen von körnigem Kristallsand, die also in die Blattmitte zu liegen kommen. Querschnitte durch die in angegebener Weise behandelte und gehärtete Spreite belehren nun darüber, daß die gelösten Oxalate in der Epidermis ihren Sitz haben. Die Unterseite muß daran um wenig reicher sein als die Oberseite.

Die Schließzellen der Spaltöffnungen sind beiderseits säureleer. Nur selten beobachtet man, daß die sehr großen Kristalle und Konglomerate des Ferrooxalats auch etwas ins Mesophyll vordringen.

Der Mittelnerv des Blattes zeigt, hiervon abweichend, die Lagerung des Ferrooxalats im Grundgewebe, zumeist unter dem Kollenchym. Dagegen schließen sich die Seitennerven wiederum mehr dem Verhalten der Spreitenfläche an, insofern hier die Epidermis die Säure speichert; man sieht, wie sich die Epidermis von der Spreitenfläche auf den Seitennerv herüberzieht und hier wie dort mit Ferrooxalat erfüllt ist. Das Verhalten des Mittelnerven erinnert also an den bei achsenförmigen Organen mit Oxalatgehalt — Stengeln und Blattstielen — des öfteren festzustellenden Befund, wo das Grundgewebe die Säure speichert und die Epidermis in dieser Funktion zurücktritt.

Inwieweit die Chenopodiaceen in ihrem Oxalatgehalt einen Schutz gegen tierische Angreifer besitzen, müßte durch den Tierversuch entschieden werden. Vielleicht werden kleinere Tiere (Schnecken) dadurch ferngehalten. Darauf würde die epidermale Lokalisation der Säure im Blatt hinweisen; sie könnte möglicherweise der abraspelnden Tätigkeit der Schnecken entgegenwirken. Für größere Tiere sind die Chenopodiaceen jedoch vielfach Nährpflanzen.

Amarantaceae.

Chemisch nahe Beziehungen zwischen den Chenopodiaceen und den Amarantaceen bestehen durch den gemeinsamen hohen Gehalt der Pflanzen an Salpeter (Wehmer 1911). Während wir aber die Chenopodiaceen als ausgesprochene Oxalsäurepflanzen erkennen lernten, stellen sich die Amarantaceen als Gewächse dar, die gelöstes Oxalat durchaus vermissen lassen. Dabei ist das Kalziumoxalat in ausgeprägter Form vorhanden. In den oberirdischen Organen von *Amarantus Blitum* L. treffen wir

Drusen an, und überdies tetraëdrischen Kristallsand („sable tetraédrique"). Die Pflanze führt im Mesophyll große Drusen, in den Nerven Kristallsand (Solereder 1899, 735 f.). Der Kristallsand ist die für die Familie charakteristische Erscheinungsform des Kalkoxalats. Es gelingt nicht, mittels Ferrolösung gelöstes Oxalat sichtbar zu machen. Doch konnte ich mich bei *Celosia cristata* L. von der sauren Reaktion des Stengels überzeugen. Berthelot und André (1886) fanden bei *Amarantus caudatus* keine oder sehr schwache Azidität. In allen Teilen der Pflanze und auf jeder Entwicklungsstufe stellten sie Kalziumoxalat in großen Mengen fest. — Gleich den gelösten Oxalaten fehlen auch die Gerbstoffe, und ebenso führt die Familie keine inneren Sekretorgane. (Solereder, l. c.)

Phytolaccaceae.

Die Gattung *Phytolacca* schließt sich für unsere Betrachtungsweise wiederum enger an den bei den Chenopodiaceen geschilderten Typus an. Gelöste Oxalate sind sehr reichlich vertreten. Das Kalziumoxalat ist in den Pflanzen in Rhaphidenform abgelagert: Bündel von Rhaphiden liegen in der bekannten Weise in besonderen Rhaphidenzellen. Solche enthalten das Mesophyll, die Parenchyme des Blattstiels und der Achse sowie der Bast der Achse. (Solereder 1899, 750 f.) Innere Sekretbehälter fehlen bei *Phytolacca*, und Gerbstoff ist nirgends nachzuweisen.

Eingehender prüfte ich *Ph. esculenta* v. Houtte. Von dem Oxalatgehalt des Stengels überzeugte ich mich an ausgepreßtem Saft, den ich auf dem Objektträger mit der Ferrolösung an der Luft eintrocknen ließ. So bildeten sich viele Kristalle von Ferrooxalat. Sachs (1862) stellte bei *Phytolacca decandra* nur saure und keine alkalische Reaktion fest.

Die Lokalisation in der Spreite wurde an Material verfolgt, das nach der bekannten Art in heiße essigsaure Ferrolösung eingetaucht worden war.

Querschnitte durch die Spreite zeigen ansehnlich entwickelte Epidermen; die Stomata liegen auf der Unterseite. Das Mesophyll besteht aus einer hohen Schicht von Palissadenzellen und einem mehrschichtigen Schwammparenchym, in das die Rhaphidenzellen eingelagert sind.

Der Sitz des gelösten Oxalats ist die Epidermis, ganz wie wir es früher bei Beta gefunden hatten. Nur sehr selten dringen in den Präparaten die großen Kristalle und Konglomerate des Ferrooxalats ein wenig ins Schwammparenchym vor. Wiederum ist die Epidermis der Unterseite oxalathaltiger als die der Oberseite. Den Oxalatreichtum der Epidermis kann man sich auch dadurch zur Anschauung bringen, daß man von dem präparierten Material die Epidermis der Unterseite abzieht und von der Fläche betrachtet.

Ökologisch werden wir *Phytolacca* als doppelt geschützt ansprechen müssen. Die Oxalsäure der Epidermen wird vielleicht kleine Tiere, Schnecken, fernhalten, die dem Blatt durch all-

mähliches Abtragen der Gewebeschichten verderblich sein können. Größere Feinde mögen überdies noch der Wirkung des Rhaphidenapparates begegnen.

Aizoaceae.

Die zahlreichen Arten der Gattung *Mesembryanthemum* sind für unseren Zusammenhang ein wertvolles Material. Die in Betracht zu ziehenden Inhaltsstoffe der sukkulenten Blätter zeigen eine große Mannigfaltigkeit ihres Auftretens, die aber gewissen Regelmäßigkeiten Folge leistet.

Das Wesen der Sukkulenz besteht darin, daß in einem Blatt oder einer Achse die parenchymatischen Gewebeelemente bei gesteigertem Wassergehalt eine ungewöhnlich starke Ausbildung erfahren, während das Gefäßbündelsystem und die mechanisch wirksamen Gewebe rückgebildet werden. Die Rückbildung des Fibrovasalsystems und der Wasserreichtum der sukkulenten Organe weisen darauf hin, daß es sich hier um schwach transpirierende Gewächse handelt, deren Wasserdurchströmung auf ein Mindestmaß herabgedrückt ist und die in hohem Grade auf Wasserspeicherung angelegt sind. Damit entsprechen die Sukkulenten aber durchaus den Lebensbedingungen, denen sie an den Orten ihres natürlichen Vorkommens angepaßt sein müssen. Trockenheit des Bodens und der Luft bei vielfach an das vitale Maximum heranreichender Temperatursteigerung (Stahl 1909, 72 f.) sind die ökologischen Faktoren, die der sukkulenten Organisation zugrunde liegen. Man hat nun zu fragen, durch welche Mittel ein sukkulentes Organ zu seiner spezifischen Leistung, ein Minimum von Wasser durch Transpiration abzugeben und ein Maximum von Wasser aufzuspeichern, befähigt wird.

Zur Kenntnis dieser Mittel ist man teils auf dem Wege der anatomischen, teils auf dem der physiologischen — physikalischen und chemischen — Untersuchung gelangt.

Der Habitus eines ausgeprägt sukkulenten Organs (Goebel 1889, 45 ff.) weist auf die Tendenz hin, bei weitgehender Verringerung seiner der atmosphärischen Umgebung ausgesetzten Oberfläche ein beträchtliches Maß des wasserspeichernden Volumens zu erzielen. Im Gefolge hiervon sieht man sukkulente Organe sich mehr oder minder der Kugel- oder Zylinderform nähern. Mit der Verringerung der transpirierenden Oberfläche z. B. eines Blattes muß aber eine Verringerung der assimilierenden Fläche einhergehen. Nimmt ein sukkulentes Blatt angenähert zylindrische Form an, so läßt sich die optimale Assimilationsgröße nur dadurch erreichen, daß die assimilierenden Gewebeelemente möglichst der Peripherie genähert, d. h. unmittelbar unter die Epidermis verlegt werden. Das Innere eines solchen Blattes finden wir dann, wie z. B. bei vielen Mesembryanthemeen, von farblosem Wassergewebe erfüllt vor. Diese Einrichtung steht zugleich im Dienste der Transpirations- und der Wärmeregulierung: Die tieferen farblosen Gewebeschichten erwärmen sich nicht in dem

Maße wie die peripheren grünen, wodurch die von van Tieghem (1886, cit. n. Aubert 1892) als „Chlorovaporisation" bezeichnete Komponente der Transpiration auf ihrem normalen Stande erhalten bleibt.

In anderen Fällen, wo der Blattquerschnitt mehr flach und spreitenförmig gestaltet ist, kann die Epidermis zum Wassergewebe werden, indem ihre Zellen ganz bedeutende Größe erlangen und mit saftreichem Inhalt angefüllt sind. Das Blattinnere wird dann von Assimilationsgewebe eingenommen, dieses also von der Epidermis gegen Wasserverlust geschützt. Bei vielen Sukkulenten, wie den Kakteen, wirkt eine starke Kutikula weiter transpirationshemmend. Diese kann aber anderen Sukkulenten — Mesembryanthemeen, Crassulaceen — nahezu abgehen (Aubert 1892).

Von größter Bedeutung als ökologisches Schutzmittel gegen die Gefahr des Vertrocknens sind, wie Aubert gezeigt hat, gewisse für den Zellsaft der Sukkulenten charakteristische stoffliche Bestandteile, vor allem organische Säuren, Zucker und Gummi. Ihre Wirkung erstreckt sich nach zwei Richtungen: Sie bedingen zum einen den hohen Turgor vieler sukkulenter Organe, andererseits setzen sie die Verdunstungsgröße der nämlichen Organe herab[1]). Aubert (1892) zeigte, daß von den Crassulaceen Isoäpfelsäure und Spuren von Weinsäure gebildet werden; bei den Mesembryanthemeen ist dafür Oxalsäure vorhanden; in den Kakteen sind in gleicher Funktion Äpfelsäure und Gummi wirksam (Aubert, l. c.). Aubert gelang der Nachweis, daß die Transpiration des Crassulaceenblattes um so schwächer ist, je mehr Säure es enthält. Bei gleichem Frischgewicht ist der Wassergehalt einer sukkulenten Pflanze weit größer als der einer nichtsukkulenten (l. c.).

Fragt man nach den Entstehungsbedingungen dieser Säuren, so kann man geneigt sein, falls man in ihnen Produkte unvollkommener Atmung sieht, in der massigen Beschaffenheit der sie speichernden sukkulenten Organe, die dem Gaswechsel Widerstand entgegensetzt, einen solchen Entstehungsgrund zu erblicken. Es wäre dann also der massive Blattbau der Sukkulenten direkt und indirekt Ursache ihrer geringen Transpiration. Nach Pfeffer (1897, 487) ist aber auch bei den Sukkulenten, wie bei den Pilzen, regulatorische Bildung der Säuren anzunehmen, wodurch z. B. ihre Anhäufung in schädigender Konzentration vermieden wird.

Die typische Säure der *Mesembryanthema* ist also Oxalsäure, wie Aubert nachwies — nicht Äpfelsäure, wie Kraus (1884,

[1]) Nach Fitting (1911) gibt es zwei physiologisch ungleichwertige Gruppen von Sukkulenten mit Flüssigkeitsspeichern: Die einen, mit sehr niedrigen osmotischen Drucken ihrer Zellsäfte, besitzen sehr vollkommene morphologische und anatomische Einrichtungen gegen Wasserverlust (Opuntien); die anderen, mit ungeheuer hohen osmotischen Drucken, lassen, wenigstens im anatomischen Bau, vielfach keinerlei xerophytische Merkmale erkennen (l. c. 247 f., 259).

165) annimmt —, allerdings nicht reine Oxalsäure, denn es beteiligen sich, wie spätere Autoren Aubert ergänzten und berichtigten, noch andere organische Säuren an ihrer Azidität. Warburg (1886) hat in Abrede gestellt, daß in den Blättern von *Mesembryanthemum* eine Lichtabnahme der Azidität vor sich gehe. Dagegen gelang es Kraus (1884), sowie Lange (1886), solche festzustellen.

Wenden wir uns nun zur Frage der Lokalisation der Oxalsäure im *Mesembryanthemum*-Blatt. Einen wichtigen Hinweis gaben vor aller mikrochemischen Untersuchung die übereinstimmenden Mitteilungen von Kraus, Warburg und Aubert (l. c.), daß bei Sukkulenten die Chlorophyll führenden Gewebe die farblosen Wassergewebe bei weitem an Säuregehalt übertreffen. Ehe wir diesen Umstand näher betrachten, müssen wir erst den Bau des *Mesembryanthemum*-Blattes im einzelnen schildern, sowie ferner die Frage beantworten, ob das Vorkommen der Oxalsäure bei den verschiedenen Spezies der Gattung konstant ist oder ob wir, wie bei früherer Gelegenheit, möglicherweise mit Fällen von Vikariation zu rechnen haben.

Alle Spezies stimmen darin überein, daß ihre Blätter zentrisch gebaut sind. Im besonderen finden wir zwei Bautypen verwirklicht. Einige Arten besitzen ein durchwegs als Assimilationsparenchym fungierendes ziemlich gleichmäßig gebautes Mesophyll. Die Blätter sind in diesem Falle zwar sukkulent, dick, saftreich, doch flächenförmig ausgebildet, so daß man von einer typischen Spreite reden kann. So ist es z. B. bei *M. cristallinum, cordifolium.* Bei *cristallinum* ist die Epidermis ganz in den Dienst der Wasserspeicherung gestellt. Die meisten Epidermiszellen sind zu mächtigen Blasen ausgebildet, die auf der Blattunterseite Kugelform haben und 1—2 mm im Durchmesser halten. Auf der Oberseite sind diese Blasen, besonders diejenigen am Blattscheitel, durch spitze Fortsätze haarartig ausgezogen. Sie stehen immer so dichtgedrängt, daß sie sich mit ihren dünnen Wänden berühren und die dazwischen liegenden niedrig gebliebenen Oberhautzellen völlig verdecken. (Volkens 1887, 53.) Volkens berichtet, daß sich die Pflanze dank dieser Einrichtung in den dürren Wüstenländern lange ohne jede Wasserzufuhr zu halten vermag.

Der andere Blattypus von *Mesembryanthemum* ist dadurch gekennzeichnet, daß die gewöhnliche flächige Ausbildung der Spreite gänzlich verlassen ist und mehr keilförmig bis zylindrisch geformte Blätter von dreieckigem oder halbkreis- und kreisförmigem Querschnittsumriß gebildet werden. In diesem Falle hat die Blattunterseite eine gesteigerte Entwicklung erfahren. Ein solches Blatt kann dann drei Seiten besitzen, indem an die schmale Oberseite sich zwei unter spitzem Winkel schneidende untere Flächen ansetzen, so daß die Oberflächenentwicklung vorwiegend die zur Unterseite zu rechnenden Seitenflächen betrifft. (Goebel 1889, 47 f.) Das Blatt entspricht somit ökologisch

einer vertikal gestellten Spreitenfläche (Goebel l. c.) und ist wie diese vor den Licht- und Wärmewirkungen der Insolation geschützt.

Der innere Bau dieser Blätter vom zweiten Typus ist nun der bereits oben als für Sukkulenz besonders typisch beschriebene (cf. Dannemann 1883).

Die Gewebe sind in konzentrischen Schichten angeordnet. Unter der hier meist unbedeutend ausgebildeten Epidermis findet man eine mehrschichtige Lage von grünem Assimilationsparenchym, auf das nach innen zunächst eine Zone kleinerer Gefäßbündel folgt. Das ganze übrige Blattinnere ist von großzelligem farblosen Wassergewebe ausgefüllt, in dessen Mitte ein axiles Bündel liegt, das dem Mittelnerven lamellenartig gebauter Blätter entspricht. Mit diesem zentralen Strang stehen die kleineren Gefäßbündel unter dem Assimilationsgewebe in Verbindung. Rhaphidenbündel finden sich sowohl im grünen wie im Wassergewebe. Oft zeigt die Außenwand der Epidermis Inkrustation von Kalkoxalat, worauf zuerst Solms-Laubach (1871) aufmerksam gemacht hat. Das Assimilationsparenchym ist zumeist ein 3—5 Zellagen starkes mehr oder minder deutliches Palissadengewebe. Dieses schließt nicht lückenlos um den ganzen Umfang des Blattes zusammen, sondern ist von farblosen Lücken durchbrochen, die entweder von Zellen erfüllt sind, die in Form und Größe den assimilierenden Elementen ziemlich gleichkommen, oder den Raum für sehr große Idioblasten aussparen, die so mächtig wie die ganze assimilierende Gewebezone sind. Diese Idioblasten nennt Dannemann (1883) „Wasserzellen". Sie sind am frischen und am injizierten Material schon mit bloßem Auge sichtbar. Meist reichen sie von der Zone der kleineren Bündel bis unter die Epidermis; in anderen Fällen sind sie von der Epidermis durch niedriges Chlorophyllgewebe getrennt. v. Höhnel (1881) hat diese Schläuche gemessen und fand bei *M. glaucum* solche mit einer Länge von 360—400 μ und einer Breite von 240—300 μ. Derselbe Forscher erkannte auch, daß sie eine konzentrierte Gerbstofflösung enthalten, die sich mit Eisen bläut. Sie führen keine Stärke und sind deshalb im Sinne de Barys echte Gerbstoffschläuche. (de Bary 1877, 160 f.) Dannemann (l. c.) und später besonders Brenner (1900) geben an, daß die Membran dieser Gerbstoffschläuche verkorkt ist. Chlorophyll ist in ihnen nicht enthalten, wohl aber ein dünner Plasmaschlauch und ein Kern.

Dannemann erblickt die Funktion dieser Wasserzellen darin, daß sie eine Durchleuchtung des ganzen Blattes gestatten und bei Mangel an Wasser solches an das Assimilationsgewebe abgeben können. Beim Welken des Blattes behalten sie lange ihren Turgor und treten dann als knötchenförmige Erhebungen aus der Blattfläche hervor. Brenner sieht in ihrer Verkorkung ein Hindernis für diese Auffassung. Nach ihm kommt den Wasserzellen neben der Durchleuchtungsfunktion noch die Aufgabe zu,

als turgeszente mechanische Stützen das Assimilationsgewebe vor zu raschem Zusammensinken zu schützen. Indes muß man sich diesen Deutungen gegenüber kritisch verhalten, denn es gibt, wie wir sehen werden, Arten, die auch im inneren Wassergewebe solche Gerbstoffidioblasten führen, und es wird durch jene Deutungen zum Teil nicht recht klar, welche Funktion sie hier zu erfüllen hätten.

Das zentrale Wassergewebe besteht aus dünnwandigen sehr großen Zellen, in denen nach Brenner 2 bis 5 Zellkerne enthalten sind.

Die beiden typischen Bildungen des *Mesembryanthemum*-Blattes zeigen, wie die Pflanze einer ökologisch-physiologischen Forderung: der Aufsammlung und Zurückhaltung von Wasser im Blatt auf zwei morphologisch-anatomisch unterschiedene Weisen entsprechen kann. Zwischen den verschiedenen histologischen Elementen hat eine Teilung in den verfügbaren Raum statt, und damit eine zweckvolle Leistung des ganzen Organs erreicht werden kann, müssen einzelne Elemente auch eine minder günstige Lage einnehmen. (Heinricher, 1886.) In einem voluminösen Organ sind von der Blattmitte alle auf Assimilation berechneten Elemente ausgeschlossen; diese dürfen aber andererseits nicht ganz an die Oberfläche treten, da sie des Transpirations- und Wärmeschutzes bedürfen. So ergibt sich für die assimilierenden Zellen ihre der Peripherie genäherte Lagerung als durchaus funktionsmäßig. — Das Wasser speichernde Gewebe andererseits ist für die Blattmitte sehr geeignet, indem es, von der Strahlung funktionell unabhängig, als turgeszentes Gewebe dem mechanisch sonst nicht ausgestatteten Blatt eine große Festigkeit zu geben fähig ist.

Das Wassergewebe hat aber noch die Eigenschaften, durchsichtig zu sein und des Transpirationsschutzes nicht zu bedürfen: So kann es bei mehr lamellenartiger Ausbildung des sukkulenten Blattes an dessen Oberfläche rücken, ohne daß die Assimilationsgröße dadurch beeinträchtigt würde. Auch bei nichtsukkulentem Blattbau dürfen wir die Epidermis als periphere vor Austrocknung schützende Wasserhülle ansehen. Im Falle von *M. cristallinum* und, wie später zu schildern, bei Oxalis-Arten, wird diese normale Funktion der Epidermis nur weiter ausgedehnt und gesteigert. (Heinricher, l. c.)

Der wichtigen ökologischen Rolle, die den organischen Säuren im Leben der Sukkulenten zukommt, ist bereits gedacht worden. Die *Mesembryanthema* erzeugen also vorwiegend Oxalsäure, doch sind auch Zitronensäure, Äpfelsäure und Phosphorsäure nachgewiesen. (Berg und Gerber, cit. n. Czapek 1905, 445.) In manchen Arten kann die Oxalsäure gänzlich fehlen, wie wir im einzelnen noch sehen werden, so bei *M. edule*, das Zitronen- und Äpfelsäure führt, bei *linguaeforme*, in dem fast nur Äpfelsäure enthalten ist, bei *perfoliatum*, wo Zitronensäure vorherrscht. (Berg und Gerber.)

Von Art zu Art wechselnd ist auch das Gerbstoffvorkommen. Unserer Betrachtungsweise folgend, die sich bemüht, Oxalat und Gerbstoff rücksichtlich ihres Vorkommens und ihrer Lokalisation in vergleichende Beziehung zu setzen, wollen wir das daraufhin untersuchte *Mesembryanthemum*-Material in Gruppen einteilen und mit den einfachsten Fällen beginnend, zu mehr zusammengesetzten Typen fortschreiten.

Vorauszuschicken ist, daß alle im folgenden geschilderten Formen Rhaphiden führen, bald in geringerem, bald in reicherem Maße.

1. Eine erste Gruppe von *Mesembryanthemum*-Arten läßt kein Oxalat in Lösung erkennen und ebenso negativ wie die Oxalsäurereaktionen fallen die Gerbstoffreaktionen aus. Hierher gehören zwei sehr saftreiche akaule Arten mit großen Blättern von rundlich-ovalem Querschnitt: *M. linguaeforme* und *uncatum*.

Die Blätter beider Arten ergeben saure Reaktion, z. B. wenn der ausgepreßte Saft auf Lackmuspapier gebracht wird, und wir erwähnten schon den Gehalt von *linguaeforme* an Äpfelsäure. Kraus (1884) zeigte bei dieser Spezies, daß der äußere grüne Rindenmantel des Blattes saurer ist als das farblose innere Mark. Ebenso führt die intensiv grüne Blattspitze mehr Säure als die blasse Basis. Daß hier noch wenig erforschte eigentümliche Wechselbeziehungen bestehen, geht aus der Angabe von Kraus (l. c.) hervor, wonach bei *M. depressum* Haw. der Zucker umgekehrt in dem säurearmen Blattmark reichlicher vorhanden ist als in der sauren Peripherie.

Das sehr ähnliche *M. uncatum* führt nur spärlich Rhaphiden. Weder in frischen Schnitten, noch in mit Ferrolösung injiziertem Material, noch im gepreßten und mit Ferro- oder Kalziumlösung versetzten Saft lassen sich gelöste Oxalate nachweisen.

2. Eine zweite Gruppe von *Mesembryanthemum*-Blättern stimmt mit der soeben gekennzeichneten darin überein, daß gelöste Oxalate fehlen, ist aber im deutlichen Abstand von der ersten durch ausgesprochenes Gerbstoffvorkommen unterschieden.

Bei *M. lupinum* und *tenuifolium* sind es jene oben genannten, in den Lücken des peripheren Assimilationsparenchyms gelegenen Idioblasten („Wasserzellen"), die den Gerbstoff speichern. Mit Ferrolösung färbt sich der Inhalt der Wasserzellen blau, mit Kaliumbichromat erhält man den charakteristischen braunen Niederschlag, der das ganze Lumen anfüllt. Epidermis, Assimilations- und zentrales Wassergewebe sind leer von Gerbstoff.

Einen anderen Anblick zeigen die zur selben Gruppe zu stellenden *M. Burchellii* und *multiceps*. Hier findet man die Gerbstoffidioblasten sowohl im Assimilationsgewebe des Blattumfanges als auch im farblosen Wassergewebe der Blattmitte.

Bei *Burchellii* reichen die peripheren Gerbstoffidioblasten durch das ganze aus mehreren Schichten von gerbstoffreien zylindrisch gestreckten Palissadenzellen bestehende Assimilationsparenchym hindurch bis unmittelbar an die Epidermis, die bei dieser Art gleichfalls etwas Gerbstoff führt. In dieser Region besitzen sie ellipsoidische Gestalt und sind so orientiert, daß die längere Achse des Ellipsoids auf der durch den zentralen Gefäßbündelstrang bezeichneten Blattachse senkrecht steht. Die Gerbstoffzellen der Blattmitte sind kugelig. Sie sind in das aus viel kleineren Zellen bestehende Wassergewebe eingelassen, das sie in großer Zahl durchsetzen.

Übereinstimmendes ist von *M. multiceps* zu sagen, wo jedoch in der Epidermis die Gerbstoffreaktion nicht sichtbar war.

Die Spezies dieser Gruppe scheinen eine gewisse Korrelation zwischen ihrem Gerbstoff- und ihrem Rhaphidengehalt zu besitzen. Die sehr gerbstoffreichen *M. Burchellii* und *multiceps* führen weniger über das ganze Blatt verteilte Rhaphidenzellen als das im Zentrum gerbstoffleere *tenuifolium*, bei dem an dieser Stelle ein ganz ungewöhnlicher Raphidenreichtum herrscht. Man könnte hierbei an ein Sichvertreten von Gerbstoffidioblasten und Rhaphidenzellen in der Blattmitte denken. Beide Exkretbehälter zeigen auch sonst Übereinstimmungen. Die Gerbstoffschläuche und Rhaphidenzellen werden sehr frühzeitig angelegt und behalten ihren Inhalt bis zum Tode. Sie sind beide von äußeren Bedingungen viel unabhängiger als die sonstigen Gerbstoff- bezw. Kalziumoxalat führenden Gewebeelemente, und gemeinsam ist ihnen die ökologische Schutzfunktion, die sie nachweislich in vielen Fällen üben. (Büsgen 1889, 58; Kraus 1889, 59.)

3. Den vollkommenen Gegensatz zu dieser durch das Vorkommen von Gerbstoff ausgezeichneten Gruppe bilden jene Mesembryanthema, in deren Blättern der Gerbstoff gänzlich fehlt, wofür sich aber gelöste Oxalate nachweisen lassen. Es gehören hierher Formen mit rundlichem oder halbkreisförmigem Blattquerschnitt, wie er den bisher geschilderten Arten zukam, andererseits auch Spezies mit flächenförmig ausgebildeten Spreiten, wie das für diesen Bautypus oben namhaft gemachte *M. cristallinum*.

Der Querschnitt durch das Blatt von *M. Lehmanni* entspricht ziemlich einem Halbkreis. Wieder finden wir die Differenzierung in einen peripheren Mantel von grünem Assimilationsparenchym und das den übrigen Teil des Blattes ausmachende Wassergewebe. Das Assimilationsparenchym ist hier nicht palissadenförmig; seine Zellen nähern sich mehr der ovalen Gestalt und gehen allmählich in das aus bedeutend größeren Zellen aufgebaute Wassergewebe über. Dieses ist reich an Rhaphidenzellen, deren Häufigkeit sich vermindert in dem Grade wie man sich der Peripherie des Blattes nähert. Die Epidermiszellen sind nach außen stark kuppelförmig vorgewölbt; sie führen in ihren Außenwänden zahl-

lose Kristallkörnchen von Kalziumoxalat, die zwischen gekreuzten Nicols intensiv aufleuchten. (Solms-Laubach 1871.)

Wie bemerkt, bleibt die Gerbstoffreaktion hier gänzlich aus, und dementsprechend fehlen im Blatt von *M. Lehmanni* die Gerbstoffidioblasten. Dafür ist die Oxalsäurereaktion um so entschiedener positiv: Es fielen im ganzen Umkreis des Assimilationsgewebes sehr zahlreich Ferrooxalatkristalle aus, und dies war sowohl bei auf Objektträger mit Ferrolösung behandelten frischen Schnitten wie bei der Untersuchung der injizierten Blätter einwandfrei festzustellen. Die Epidermis und das Wassergewebe enthalten hierzu im Gegensatz kein gelöstes Oxalat.

Somit bestätigt sich für ein Oxalsäure führendes *Mesembryanthemum,* was Kraus bei dem Äpfelsäure enthaltenden *linguaeforme* gefunden hat, wo der wesentliche Sitz der Azidität in dem Assimilationsparenchym zu finden war. Unser Befund ist noch weiterreichend, indem sich im vorliegenden Falle die Lokalisation der Oxalsäure als ausschließlich periphere ergibt. Bei Crassulaceen stellte auch Aubert allgemein das Zusammengehen der höheren Azidität mit dem größeren Chlorophyllgehalt fest (l. c. 1890 und 1892). Auf die Säurearmut des Wassergewebes hat noch Warburg (1886) aufmerksam gemacht.

Dieser Gruppe der oxalathaltigen und gerbstoffreien *Mesembryanthema* gehört ferner *M. tricolor* Willd. an, mit rundem Blattquerschnitt; besonders der Blütenstiel ließ hier große Mengen von Oxalat nachweisen. — Ein besonderes Interesse lenken die, wie gesagt, ebenfalls hier einzuordnenden untersuchten *Mesembryanthema* mit spreitenförmig-flachen Blättern auf sich.

Das Vorkommen von Oxalsäure bei *M. cristallinum* L. ist altbekannt. Neben gelöstem Oxalat werden noch Äpfelsäure, Zitronensäure und Phosphorsäure angegeben. (Berg und Gerber, n. Czapek l. c.) Der hohe Gehalt der Asche an Kali (die Hälfte, Wehmer 1911) legt es nahe, das Vorhandensein von Kaliumoxalat anzunehmen. — Die Reaktion der epidermalen Bläschen ist umstritten. Ihr Inhalt sollte nach Payen (1848, nach Sachs 1862) gegen Lackmuspapier alkalische Reaktion zeigen, bei saurer Reaktion der übrigen Gewebe; werden die Bläschen mit der Nadel aufgestochen und die hervorquellenden Tröpfchen auf den Objektträger und unter das Mikroskop gebracht, so kann man, nach Payen, bald eine Kristallisation voluminöser Prismen von oxalsaurem Kali, später auch Kristalle von oxalsaurem Natron beobachten. Voelker (1850) fand, von Payen abweichend, schwach saure Reaktion des Bläscheninhaltes. Er unterzog diesen der qualitativen Analyse und fand außer Albumin und Oxalsäure noch Kochsalz, Kali, Talkerde und Schwefelsäure. Eine Bestätigung erfuhren Payens Angaben durch Sachs (1862), der im Inhalt der epidermalen Bläschen der Blätter von *M. cordifolium* alkalische Reaktion erhielt, während die sonstige Geweben sauer reagierten. Pfeffer (1897, 317) wiederum verhält sich zu der Angabe Payens

über alkalische Reaktion ablehnend. Berthelot und André (1886) bemerken, daß der Saft von *M. cristallinum* anfangs neutral ist und im Laufe der Entwicklung sauer wird. Dieselben Autoren

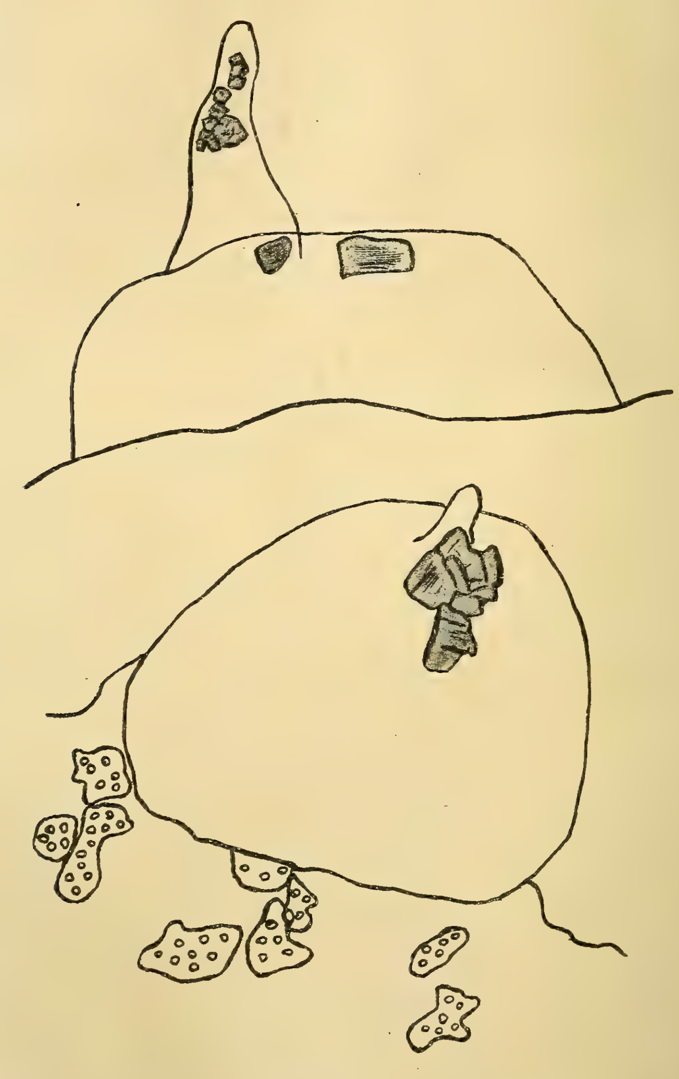


Abb. 3.

Kugeltrichome der Blattepidermis von *Mesembryanthemum cristallinum* L. mit Ferrooxalat im Innern. Das Blatt war in heiße essigsaure Ferrosulfatlösung getaucht worden. Vergr. 165.

(1885) fanden in allen Teilen der Pflanze gelöste Oxalate, die am reichlichsten von den Blättern gespeichert werden. — Ich selbst habe bei *M. cristallinum* nur saure Reaktion, sowohl des Blattparenchyms wie des Bläscheninhaltes bemerken können.

Querschnitte der Spreite, auf dem Objektträger in Lösung von Kalziumnitrat versetzt, zeigen schon für den makroskopischen Anblick rasche Trübung durch Kalziumoxalatbildung. Der Bläscheninhalt, mit derselben Kalklösung behandelt, läßt kleine Oktaeder von Kalziumoxalat zur Ausbildung gelangen. Die Behandlung der Schnitte mit Ferrolösung führt zu sehr intensiver Kristallisation von Ferrooxalat. Die Lokalisation der Oxalsäure wurde an mit Ferrolösung injiziertem sowie mit dem gleichen Reagens in der Wärme behandeltem Material studiert.

Das Ferrooxalat ist ganz besonders in der Epidermis anzutreffen, und zwar in größten Mengen in den Bläschen (s. Abb. 3). Diese sind dicht erfüllt mit wohlausgebildeten Kristallen, und solche sieht man auch, obwohl selten, im Mesophyll, das mit Rhaphidenbündeln wie übersät ist. Das gelöste Oxalat ist also vornehmlich, wenn auch nicht ausschließlich in der Epidermis lokalisiert.

Auch der Stengel führt in den großen Bläschen, die ihn dicht bedecken, sehr erhebliche Oxalatmengen. Ihnen gegenüber tritt die rhaphidenhaltige primäre Rinde etwas zurück. Das Stengelmark ist gänzlich leer von gelöstem Oxalat, führt aber sehr zahlreich Rhaphidenzellen.

Am Ende dieser Gruppe der oxalatführenden und gerbstofffreien *Mesembryanthema* sei noch *M. cordifolium* L. genannt, wo ich bei injiziertem Material der flachen Blätter im Mesophyll Ferrooxalat vorfinden konnte. Auch der Stengel enthält Oxalsäure.

4. Ein letzter Typus des *Mesembryanthemum*-Blattes vereinigt durch gleichzeitiges Auftreten Oxalsäure und Gerbstoff.

Für dieses Verhalten soll *M. cinctum* beispielgebend sein. Die Spezies gehört zu den Formen, die im Blatt eine ausgesprochene Sonderung von peripherem Assimilationsparenchym und zentralem Wassergewebe besitzen. Das Assimilationsgewebe bildet einen Mantel aus mehreren Schichten von echten Palissadenzellen und reicht von der Epidermis bis zu dem Kreise der kleinen peripheren Gefäßbündeläste. In das Assimilationsgewebe eingelassen sind Gerbstoffidioblasten, von etwas geringerer Größe als wir sie bei früheren Objekten antreffen konnten. Diese Idioblasten sind tief in das grüne Gewebe eingesenkt, sie reichen hier nicht bis zur Epidermis, sind von dieser durch grünes Gewebe getrennt. Ihr Inhalt zeigt wiederum die Gerbstoffreaktionen, von gelöstem Oxalat ist er leer. Im zentralen Wassergewebe fehlen die Gerbstoffzellen gänzlich. Dafür ist das Wassergewebe außerordentlich reich an Rhaphidenzellen, womit verglichen das Assimilationsgewebe spärlicher von Rhaphidenbündeln durchsetzt ist. Auf einen Antagonismus zwischen Gerbstoffidioblasten und Rhaphidenzellen hinzuweisen, hatten wir schon früher Gelegenheit (*tenuifolium*).

Die gelösten Oxalate sind bei *M. cinctum* wiederum im Palissadengewebe lokalisiert. Das Wassergewebe der Blattmitte ließ

jedenfalls Spuren der Reaktion mit Sicherheit nicht feststellen. Die Epidermis ist leer von Oxalat wie von Gerbstoff.

Analoge Befunde ergibt die Untersuchung von *M. blandum.* Näheres soll noch über *M. umbelliflorum* Haw. berichtet werden. Der Querschnittsumriß des Blattes entspricht etwa einem gleichseitigen Dreieck mit stark gerundeten Seiten und Ecken. Der innere Bau ist der für diese Formen gewöhnliche. Im einzelnen bestehen größte Übereinstimmungen mit den bei *Burchellii* geschilderten Bauverhältnissen: Gerbstoffidioblasten im Palissaden- und im Wassergewebe. Dabei sind die des zweiten größer als die nämlichen Zellen des erstgenannten Gewebes. Die Rhaphidenzellen sind ziemlich gleichmäßig auf beide Parenchyme verteilt. Die Außenwände der Epidermiszellen sind ähnlich wie bei *M. Lehmanni* vorgewölbt und leuchten bei gekreuzten Nicols von zahllosen Körnchen kristallinen Kalkoxalats auf.

Der Gerbstoffgehalt scheint von dem Entwicklungszustande des Blattes abhängig zu sein. Es wurden jüngere Blätter gefunden, in denen nur die peripheren „Wasserzellen" die Gerbstoffreaktionen zeigten. Die zentralen Idioblasten sind zwar im Wassergewebe als sehr große Zellen angelegt, jedoch noch ohne den spezifischen Gerbstoffinhalt derer von älteren Blättern. Gleiches gilt allgemeiner von den Spitzen der Blätter. Es ist anzunehmen und wäre durch nähere Untersuchungen sicherzustellen, daß der Gerbstoff in diesen Idioblasten erst im Lauf der Entwicklung erscheint, entweder in ihnen entsteht oder von außen einwandert. Übrigens verhielt sich das untersuchte Material in der erwähnten Hinsicht nicht durchgehends einheitlich.

Gelöstes Oxalat war in geringer Menge im grünen Palissadengewebe nachweisbar — nicht in den Gerbstoff- und den Rhaphidenzellen —, doch nur in den Blattspitzen, zumal denen jüngerer Blätter, wo jener Ausfall an Gerbstoff in der Mitte bemerkbar war. Im übrigen scheinen in älteren und jüngeren Blättern gelöste Oxalate nicht enthalten zu sein.

Es dominiert also das Gerbstoffvorkommen. Auch die Internodien weisen in der periphersten, subepidermalen Rindenlage, die Chlorophyll führt, Gerbstoffzellen von ansehnlicher Größe auf. Diese fehlen der sonstigen, chlorophyllfreien Rinde und dem Mark, das im Unterschied gegen die rhaphidenarme Rinde sehr reich mit Rhaphidenzellen versehen ist. Gelöstes Oxalat fehlt im Internodium durchaus.

Das vorgeführte *Mesembryanthemum*-Material läßt sich also zwanglos in vier gegeneinander abgegrenzte histologisch-chemische Gruppen einteilen, wenn wir auf das Vorkommen oder Fehlen gelöster Oxalate einerseits, von Gerbstoffen andererseits achten. Wir fanden Blätter, die beider Stoffe entbehren, dann solche, die ausschließlich den einen oder den anderen nachweisen lassen, endlich Blätter, die zugleich Gerbstoff und gelöstes Oxalat erzeugen. Unter dem ökologischen Gesichtspunkt lassen sich diese Befunde als Vikariieren bezw. als Häufung der Schutzmittel im

Sinne von Stahl deuten, vorausgesetzt, daß in der Gattung der *Mesembryanthema* Oxalate und Gerbstoffe wirklich die Rolle von Schutzmitteln spielen, wozu indes das Experiment noch die erforderlichen Grundlagen zu liefern hätte.

Es ergeben sich für die vergleichende Betrachtung ferner zwei Typen der Lokalisation des gelösten Oxalates, die den typisch differenten Bauverhältnissen der *Mesembryanthemum*-Blätter entsprechen.

Blätter, die von der normalen Spreitenform erheblich abweichen und eine deutliche Sonderung in peripheres Assimilations- und zentrales Wassergewebe besitzen, führen die Oxalsäure in jenem peripheren grünen Gewebe. Epidermis und Wassergewebe sind frei von gelöstem Oxalat.

Anderes zeigen die Blätter von flachem Querschnitt, mit ausgesprochener horizontal gestellter Lamina; hier ist die Oxalsäure m. E. ohne Sonderung im ganzen Mesophyll verbreitet, und die als Wassergewebe entwickelte mächtige Epidermis speichert die weitaus größten Säuremengen.

Auch in Stengeln und Blütenstielen war Oxalsäure nachweisbar. Im Falle von *M. cristallinum* sahen wir diese wiederum in den epidermalen Blasen lokalisiert, dazu auch in der primären Rinde.

Alle diese Vorkommnisse streben zu der allgemeinen Regel zusammen, daß die gelösten Oxalate der *Mesembryanthema*, sofern es sich um Organe mit beträchtlicher Sonderung in peripheres und zentrales Gewebe handelt, peripher lokalisiert sind. Sehr oft gehen Chlorophyllgehalt und Säuregehalt der Gewebe parallel, indes nicht ausnahmslos, wie das Oxalatvorkommen in den farblosen Epidermalblasen des *M. cristallinum* lehrt.

Gelöste Kalksalze fehlen nach Brenner (1900) im Blatt von *Mesembryanthemum*.

Das Gerbstoffvorkommen reduziert sich, die seltenen und geringfügigen Vorkommnisse in der Epidermis sehr gerbstoffreicher Arten ausgenommen, auf jene charakteristischen Idioblasten, die peripher, mitunter dazu auch zentral, angeordnet sind. Man kann ihre Rolle ökologisch deuten, als der Durchleuchtung oder Wärmeregulation der dicken Blätter dienstbar, wofür auch sprechen würde, daß sie dem spreitenförmigen flachen Blattypus fehlen. Vielleicht wirken sie mit bei der Wasserspeicherung oder stützen das rein durch Turgorkräfte gefestigte Blatt. Ihre periphere Lage und ihr adstringierender Inhalt weisen auf die Schutzfunktion gegen animalische Angriffe hin, denen ja die saftreichen und äußerlich unbewehrten Blätter der *Mesembryanthema* fraglos in hohem Grade ausgesetzt sein müssen.

Portulacaceae.

Aus der Reihe der *Centrospermae* wurden noch einige Vertreter der Gattung *Portulaca* untersucht. Wie die verwandten[1])

---

[1]) Pax, F., *Portulacaceae* in Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien III, 1.

Mesembryanthemeen so sind auch die Arten von *Portulaca* Sukkulenten. Bezeichnend hierfür ist die weitgehende Ausbildung des Wassergewebes im Blatt, sowie das Vorkommen von Schleimzellen, die im Parenchym von Blatt und Stengel angetroffen werden (Solereder 1899, 127 f.). Der Wassergehalt ist dementsprechend sehr hoch. Eine Untersuchung von Storer und Lewis ergab in den frischen Blättern von *Portulaca oleracea* an Wasser 92,61 % (nach Czapek 1905, 202). — Bei *P. oleracea* L. erreicht die Reduktion des Assimilationsgewebes zugunsten des Wassergewebes ihr Maximum. Hier besteht fast das ganze Mesophyll der flächenförmigen Spreite aus farblosem Wassergewebe. Das grüne Gewebe ist auf eine Scheide von Palissadenzellen beschränkt, die um die Gefäßbündel im Kreise gestellt sind. Blatt und Stengel der Pflanze reagieren, mit den Schnittflächen gegen Lackmuspapier gedrückt, deutlich sauer, der Stengel vielleicht in stärkerem Grade.

Die von mir untersuchten Arten ergaben sowohl mit Ferrolösung wie mit Kalziumnitratlösung entschiedene Oxalsäurereaktion. Zieht man die frisch zerriebene Blatt- und Stengelsubstanz von *P. oleracea* in der Wärme mit destilliertem Wasser aus, so erhält man im Filtrat beim Versetzen mit Kalziumnitrat die weiße Trübung von Kalziumoxalat, die sich bei Zusatz von Essigsäure erhält, bei Salzsäurezusatz aber verschwindet. In der Trübung lassen sich mikroskopisch Oktaëder von Kalziumoxalat erkennen. Dieselbe weiße Trübung von Kalkoxalat entsteht, wenn frische Stengelschnitte auf dem trocknen Objektträger unter Deckglas gebracht werden und hierauf von außen seitlich ein Tropfen der Lösung von Kalziumnitrat hinzugegeben wird.

In der Spreite von *P. oleracea* ist das gelöste Oxalat in der Epidermis und im Wassergewebe lokalisiert. Das Assimilationsgewebe in der Blattmitte führt im Unterschied hiervon Drusen von Kalziumoxalat.

Im Stengel ist das Grundgewebe sehr reich an Oxalsäure. Dabei ist die Peripherie bevorzugt, denn die größeren Quantitäten sind in der Rinde anzutrefffen. Die Drusenzellen, die z. B. in Begleitung der Gefäßbündel lange Reihen bilden, sind auch hier, wie gewöhnlich, frei von gelöstem Oxalat.

Die Wurzeln enthalten gleichfalls Drusen und gelöstes Oxalat, dieses zum Teil peripher, wo es sich durch Ferrooxalatniederschlag unter der Exodermis zu erkennen gibt. Dieses Oxalatvorkommen in der Wurzel bei gänzlichem Fehlen von Gerbstoff ebendort erinnert sehr an die gleichen Verhältnisse bei den Chenopodiaceen (*Spinacia*).

Minimale Gerbstoffmengen lassen sich in der oberseitigen Blattepidermis und in der Stengelepidermis nachweisen.

Etwas abweichende Einzelheiten hat *P. grandiflora* Hook. aufzuweisen. Bei den Blättern dieser Art ist die Spreitenform aufgegeben und dafür die rundlich-zylindrische Gestalt angenommen, analog dem für die *Mesembryanthema* geschilderten

Sachverhalt. Die Übereinstimmung mit entsprechenden Blättern dieser Gattung betrifft auch den anatomischen Bau, insofern auf die, hier ziemlich mächtige Epidermis eine diskontinuierliche, von farblosem Gewebe unterbrochene Lage grünen Assimilationsgewebes folgt und die innere Ausfüllung des Blattes von großzelligem, farblosen Wassergewebe übernommen ist, das ein axiler Gefäßbündelstrang durchzieht.

Gelöste Oxalate werden hier von der Epidermis und dem Assimilationsparenchym gespeichert. Das Wassergewebe führt zahlreiche Drusen und läßt nur selten auf spärliches Vorhandensein von Oxalsäure schließen. Im Stengel ist, wie bei *oleracea,* die Rinde der Sitz der Oxalsäure. Nur die Stengelepidermis enthält bei *P. grandiflora* etwas Gerbstoff.

Chlorophyllgewebe und Wassergewebe verhalten sich also, wenn man die Blätter dieser beiden *Portulaca*-Arten miteinander vergleicht und dabei die spezifische Lokalisation der Oxalsäure in Betracht zieht, bis zu einem gewissen Grade umgekehrt. Dies läßt sich vielleicht wiederum aus den abweichenden Bauverhältnissen verstehen, und in Erinnerung an das bei *Mesembryanthemum* Gesagte werden wir auch hier allgemeiner feststellen, daß die Organe mit deutlicher Sonderung in Peripherie und Mitte die Tendenz haben, das gelöste Oxalat peripher zu lokalisieren.

Auf geringere Mengen von gelöstem Oxalat als bei diesen Arten ist aus den an *P. villosa* Cham. gewonnenen Befunden zu schließen. Im Blattbau herrscht Übereinstimmung mit *grandiflora.* Blatt, Stengel und Wurzel enthalten Oxalsäure. Spuren von Gerbstoff wurden in Blatt und Stengel epidermal nachgewiesen. —

Die Untersuchung der Centrospermae hat also ein für unsere Fragen ergiebiges Tatsachenmaterial herausstellen können. Es handelt sich um willkürlich ausgewählte Vertreter einzelner der hierher gehörigen Familien. Sicherlich wird die Prüfung anderer Formen sowie der übrigen Familien der Centrospermae die Mannigfaltigkeit der Befunde vergrößern, vielleicht aber gleichzeitig wiederum bestimmte Gesetzmäßigkeiten in Auftreten und Verteilung der uns interessierenden Stoffe aufzeigen können.

Papaveraceae und andere Milchsaftpflanzen.

Daß im Milchsaft der Pflanzen Oxalsäure bisweilen vorkommen kann, erscheint durch die Angaben von Czapek gesichert. Czapek (1894, 99 f.) kochte ergrünte junge Keimlinge von *Convolvulus tricolor* einige Minuten in Wasser und fand dann in den Milchsaftzellen des Hypokotyls und der Kotyledonen reichliche Mengen von quadratoktaëdrischem Kalziumoxalat. Gleiches zeigten frische Schnitte, die in Chlorkalziumlösung gelegt worden waren. Hieraus schließt Czapek, daß in den Milchsaftzellen gelöste Oxalate vorkommen, die mit aus anderen Zellen beim Kochen diffundierenden Kalziumsalzen die Fällung ergeben. Bei anderen Spezies blieb die Reaktion aus, und deshalb hält Czapek

seine Beobachtung noch nicht für physiologisch verwertbar (l. c. 117). Ferner fand Tunmann (1913, 143) gelöstes Oxalat im Milchsaft der Wurzel von *Apocynum cannabinum*.

Ich prüfte die Milchsäfte sehr verschiedener Pflanzen mit Ferrolösung, ohne indes einen positiven Reaktionserfolg verzeichnen zu können. Solcher Art verhalten sich die Milchsäfte von *Papaver bracteatum* Lindl. und *strictum* Boiss., *Chelidonium laciniatum* L. aus der Papaveraceenfamilie, für die Alkaloide bekannt sind (Wehmer 1911), indes Kalziumoxalat nur bei der Gattung *Bocconia* (Drusen; Solereder, 1899, 62) beobachtet werden konnte.

Die Apocyneen besitzen ungegliederte Milchröhren im Mark, im inneren und äußeren Bast, in der primären Rinde des Stengels, ferner besonders in den Blattnerven (Solereder 1899, 597 ff.). Ich prüfte den Milchsaft bei *Amsonia salicifolia* Pursh. auf Oxalate mit negativem Erfolg. Gleiches gilt für *Taraxacum officinale* Web. und die untersuchten Euphorbien.

Bei *Euphorbia lathyris* L. erhielt ich mit Ferrolösung sehr entschiedene Gerbstoffreaktion, wie dies bereits von Molisch (1901, 69) in Analogie mit den Milchsäften der Musaceen und Aroideen festgestellt worden ist. Derselbe Forscher fand im Milchsaft der gleichen *Euphorbia* massenhaftes Vorkommen einer Kalkverbindung, die nach Flückiger äpfelsaurer Kalk ist. (Molisch, l. c. 47.) Die Milchröhren dieser Pflanze zeigen also Beziehungen einerseits zu den Gerbstoffschläuchen, andererseits zu den Kalziummalat führenden Parenchymen, z. B. der Crassulaceen und Kakteen. Molisch (l. c. 46) hebt hervor, daß ganz allgemein in der intakten Milchröhre der Kalk niemals in Kristallform, sondern ursprünglich stets gelöst aufzufinden ist. — Die Vorkommnisse von gelöstem Oxalat in kalkfreien Milchsäften (Czapek, Tunmann, l. c.) scheinen zu diesem Verhalten den äußersten Gegensatz zu bilden. Dies näher aufzuklären, muß einer Sonderuntersuchung überlassen bleiben.

Dem Milchsaft anderer Euphorbien fehlt der Gerbstoff, wie ich mich bei *E. altissima* Boiss. vergewissern konnte.

Cruciferae.

Das Fehlen des Kalziumoxalats, das den meisten Papaveraceen eigentümlich ist, bedeutet für die Cruciferen ein ganz allgemeines Familienmerkmal. Nach Stahl (1900) beruht dies darauf, daß hier, wie in vielen Fällen gezeigt werden kann, aus dem Boden Kalziumsalze wohl aufgenommen werden, ihr Überschuß aber in gelöstem Zustande durch Exkretion wiederum aus den Blättern herausbefördert wird, in derselben Weise wie dies bei Farnen und Equiseten, Gramineen, Fumariaceen, Saxifragaceen und vielen anderen Pflanzen zur Erscheinung kommt.

Wenn die u. a. von Wehmer, Benecke, Amar befürwortete Auffassung der Oxalsäure- und Kalziumoxalatbildung als regulatorisch gelenkter Vorgang der Kalkexkretion zu Recht

besteht, so haben wir bei den Cruciferen mit dem Fehlen auch der gelösten Oxalate zu rechnen, die, wie diese Untersuchungen ergeben werden, im Sinne einer sehr allgemeinen Regel das Vorhandensein des Kalziumoxalats zur Voraussetzung haben, d. h. da fehlen, wo dieses fehlt.

Organische Säuren gehen den Cruciferen nahezu gänzlich ab. (Wehmer 1911.) Bei keiner der mit Ferrolösung geprüften Arten vermochte ich gelöstes Oxalat nachzuweisen. So verhielten sich *Alliaria officinalis* Andrz., *Cardamine pratensis* L., *Erysimum crepidifolium* Rb., *Cochlearia armoracia* L. — Das Gerbstoffvorkommen ist jedenfalls vereinzelt und unbedeutend. Die an letzter Stelle genannte Pflanze führt vielleicht Spuren davon im Blatt.

Crassulaceae.

Abwesenheit gelöster Oxalate ist auch in der Familie der Crassulaceen allgemein. Die Azidität dieser Sukkulenten geht bekanntlich auf Isoäpfelsäure und saure Salze dieser zurück. (Aubert 1890.) Für die Fragen des Aziditätswechsels sind die Crassulaceen klassische Objekte gewesen. Das Kalziumoxalat ist festgestellt in Form von Einzelkristallen, Sphäriten und Kristallsand. (Solereder 1899, 362 ff. — Wagner 1887, 38.) Oft sind im Zellsaft große Mengen gelöster Kalksalze nachweisbar. Rutin, Gerbstoff, Schleim, Harz werden bei der chemischen Charakterisierung der Familie genannt. (Wehmer 1911.)

Sehr tritt der Gerbstoff hervor. „Über das Vorkommen und die Verteilung des Gerbstoffs bei den Crassulaceen" liegen Untersuchungen von E. Wagner (1887) vor. Die Lokalisation wechselt nach Wagner sehr von Art zu Art. Mit großer Konstanz sind die parenchymatischen Gefäßbündelelemente und die Leitscheide gerbstoffhaltig. Daneben führen in der Mehrzahl der Fälle Epidermis und Grundgewebe, bald gleichzeitig, bald die Epidermis allein Gerbstoff. Die Gerbstoff führenden Zellen lagern keine oder nur geringe Mengen von Stärke sowohl wie von Kalziumoxalat ab; ihr Chlorophyllgehalt ist geringer als der gerbstofffreier Zellen. Wagner macht auch auf im Blatt vorhandene Gerbstoffschläuche aufmerksam, die hinsichtlich ihrer Verkorkung und dem Bau des Plasmas Übereinstimmungen mit den Gerbstoffidioblasten im Blatt der *Mesembryanthema* ergeben.

Stahl (1888, 35, 109) führt den ökologischen Schutz der Crassulaceen auf ihren adstringierenden und sauren Geschmack zurück. Vikariationsverhältnisse fand Stahl bei *Sedum boloniense* und *S. acre*. Die erstere Art ist gerbstoffreich, die zweite führt ein brennend scharfes Alkaloid bei unbeträchtlichem Gerbstoffgehalt. Nur bei *S. boloniense* besitzt die Adstringenz einen Grad, der sie zum Schutzmittel gegen die Vertilgung der Pflanze geeignet macht. Wehmer (1911) nennt an Inhaltsstoffen von *S. acre*: Kalziummalat, Rutin (12,4 %), ein Alkaloid, sowie Schleim und Gummi (30,56 %).

Wie bemerkt, fehlen gelöste Oxalate. Dies stellte ich fest für: *Crassula tetragona, Sedum acre, Echeveria metallica, Bryophyllum crenatum.*

Ech. metallica (Blatt) führt im Zellsaft große Mengen gelösten Kalziummalats. Legt man frische Schnitte in Schwefelsäure, so erhält man enorme Gipsausscheidung. Diese Anhäufung des Kalks im Blatt in Form von gelöstem Salz deutet darauf hin, daß die Entfernung des Kalziums aus dem Stoffwechsel jedenfalls nicht für alle Pflanzen eine Notwendigkeit ist. Es ist interessant zu sehen, daß zwei anatomisch-ökologisch sich nahestehende sukkulente Formen, wie *Mesembryanthemum* auf der einen, *Echeveria* und andere Crassulaceen auf der anderen Seite mit Beziehung auf ihren Kalkstoffwechsel derartig antagonistische Verhältnisse aufweisen.

Leguminosae.

Unter den Papilionaceen finden sich viele Gerbstoffpflanzen, und für zahlreiche Vertreter werden Gerbstoffschläuche angegeben. Nach Stahl (1888, 34) sind die hierher gehörigen Futterkräuter, z. B. Kleearten, von einer Adstringenz, die eben hinreicht, die Pflanzen vor Schneckenfraß zu bewahren, während Nagetiere und Wiederkäuer gegen diese relativ geringen Gerbstoffmengen unempfindlich sind.

Das Kalziumoxalat tritt in Einzelkristallen auf, nicht in Drusen. (Solereder 1899, 288.) Stahl (1900, 641) fand bei den Papilionaceen viel „sekundäres" Kalziumoxalat und stellte als Parallelerscheinung das Fehlen der Wasserspalten fest. Indes geht den Papilionaceen die Tropfenausscheidung durchaus nicht ab. So tragen z. B. die jungen Blätter von *Lathyrus odoratus* sekretorische Drüsen, aus denen, wenn man die Topfpflanzen unter einer Glocke im luftfeuchten Raum erhält, große Tropfen von Flüssigkeit ausgeschieden werden. Lepeschkin (1904) hat diese Tropfen mikrochemisch analysiert. Er fand bei neutraler Reaktion: viel P_2O^5, sehr viel Cl, etwas SO_3, Spuren von N_2O^5, keine Glukose, viel K_2O und Na_2O, kein CaO und — als Ausnahme gegen sonstiges Vorkommen — kein kohlensaures Alkali; dagegen gibt er noch oxalsaures Alkali an.

Ich stellte mir die Aufgabe, diese zuletzt stehende Angabe nachzuprüfen und kultivierte *L. odoratus* in Töpfen und unter Glasglocke, um die Tropfenausscheidung zu erhalten. Es gelang mir jedoch nicht, in dieser gelöstes Oxalat nachzuweisen, und auch die Untersuchung der Blätter und des Stengels ergab nichts, was für Oxalsäuregegenwart gesprochen hätte. Ähnliche Drüsen (Haare) kommen bei *Vicia* und *Phaseolus* vor. (Lepeschkin l. c.) Oxalsaures Exkret gab bereits Decandolle für *Cicer arietinum* an. (Stahl 1888, 43.)

Geraniales.

Aus der Reihe der *Geraniales* ist das Vorkommen gelösten Oxalats für zahlreiche Vertreter bekannt. Hierher gehören die

Oxalatpflanzen kat exochen: die Arten der Gattung *Oxalis*. Auch von *Geranium acetosum* L. (Czapek 1905, 420) und *Pelargonium* (Purjewicz 1894) wird Oxalsäure als gelöster Bestandteil des Zellsaftes angegeben.

Ich prüfte den Stengel von *Geranium pratense* L., wo Kraus und Lange (l. c.) im Blatt Lichtabnahme der Azidität feststellten, mit negativem Reaktionserfolg auf Oxalsäure, konnte indes, besonders in der Rinde, sehr beträchtliche Gerbstoffmengen vorfinden, die sich in der Richtung auf die Mitte des Stengels auffallend vermindern. Die Wurzel derselben Pflanze soll zwischen 19 und 44,8 % an Gerbstoff enthalten. (Wehmer 1911.) Kristalle von Kalziumoxalat konnte ich im Stengel nicht finden. Für die Geraniaceen kommen als Inhaltsstoffe besonders noch ätherisches Öl und Bitterstoffe in Betracht, wogegen Alkaloide und Glykoside fehlen. (Wehmer l. c.)

Oxalidaceae.

Innerhalb der Gattung *Oxalis* ist die Lokalisation der Oxalsäure an zahlreichen Vertretern von Gießler (1893) sehr eingehend studiert worden. In anatomischer Hinsicht ist für die Gattung die gesteigerte Ausbildung der Blattepidermen charakteristisch, die der Wasserspeicherung dienstbar gemacht sind. (Goebel 1889, 46.) Wir finden hier also Bauverhältnisse, die an jene von *Mesembryanthemum cristallinum* anknüpfen lassen. Gleich diesem sind viele *Oxalis*-Arten Bewohner der trockensten Himmelsstriche (Cappflanzen), und damit in Übereinstimmung stehen die xerophilen Bauverhältnisse, wofür neben der wasserspeichernden Epidermis des Blattes dessen häufige Profilstellung sowie das Vorkommen von Zwiebelbildung zu nennen sind. Dennoch muß bemerkt werden, daß auch eine so typische, an sonnigen Standorten nicht existenzfähige Schattenpflanze wie *Oxalis acetosella* (Hildebrand 1884, 102) durch außergewöhnlich mächtige Blattepidermen und ein zwiebelähnliches Rhizom ausgezeichnet ist, so daß eine ökologische Deutung dieser morphologischen Befunde nur mit Vorsicht und Berücksichtigung aller Umstände erfolgen sollte.

Die chemischen Verhältnisse erinnnern bei den einzelnen Arten wiederum sehr an das, was uns schon früher u. a. bei *Rumex* und *Mesembryanthemum* begegnet ist. Gießler (l. c. 26) fand bereits in seinem Untersuchungsmaterial *Oxalis*-Arten, die durchaus arm oder leer an Oxalsäure waren, dafür aber um so mehr Gerbstoff nachweisen ließen. Die Vikariationserscheinungen, wie wir dies wieder ökologisch auffassen wollen, sind auch hier sehr ausgesprochen. Selten kommen gelöstes Oxalat und Gerbstoff in ein und demselben Organ gleichzeitig vor, und wir werden sehen, daß auch in diesem Falle ein gewisser histologischer Antagonismus zwischen beiden zu beobachten ist.

Damit ergeben sich also drei typische Fälle der uns beschäftigenden chemischen Organisation, denen eine entsprechende Gliederung des untersuchten *Oxalis*-Materials in drei Gruppen zu folgen hat.

1. Wir wenden uns zuerst den gerbstoffhaltigen und zugleich oxalsäureleeren *Oxalis*-Arten zu.

Die hier zu nennenden Formen besitzen durchwegs oberirdische Achsen, an denen die aus schmalen, dünnen und wenig ansehnlichen Fiedern zusammengesetzten, nahezu oder gänzlich ungestielten Blätter sitzen. Auf dem Querschnitt dieser Fiederblättchen fallen die mächtigen Epidermen auf, die bei allen von mir untersuchten *Oxalis*-Arten im Vergleich mit dem Mesophyll durch ihre gesteigerte Ausbildung bevorzugt sind. Zumal die Epidermiszellen der Blattunterseite erreichen an unserem Material sehr bedeutende Ausmaße; sie sind oft blasenförmig nach außen vorgewölbt, während die der Oberseite mehr abgeflacht erscheinen. — Allen Spezies dieser Gerbstoff führenden *Oxalis*-Gruppe ist übereinstimmend der homogene Bau des Mesophylls sehr eigentümlich. Man findet das Mesophyll durchgehends von ovalen oder kugeligen Zellen gebildet, die 3 bis 5 Schichten übereinander ausmachen. Die Spaltöffnungen dieser in Südafrika heimischen Arten liegen ausschließlich auf der Oberseite der Blätter. Die Blattflächen sind schief gestellt, gegen die Horizontallage geneigt, und oft sind die Blattränder eingerollt. (Hildebrand 1884, 125.)

Die Oberfläche des Stengels wird von zwei Schichten starkwandiger, englumiger, in Richtung der Achse gestreckter Zellen eingenommen, deren äußere als Epidermis aufzufassen ist. Nach innen folgt eine breite Rinde, aus ansehnlichen Zellen bestehend, zwischen die sehr weite und langgestreckte Idioblasten in großer Zahl eingeschaltet sind. Der Zentralzylinder zeigt einen zusammenhängenden Holz-Bastkörper, das Mark hat wiederum Idioblasten aufzuweisen. Äußerlich finden sich an dem Stengel bisweilen Haare, die sich durch verdickte Wandungen auszeichnen und an deren Außenseite mit körnigen Warzen bedeckt sind.

Die typische Lokalisation des Gerbstoffs im Stengel sei bei *O. canescens* Jacq. geschildert.

Reich an Gerbstoff sind die beiden periphersten fest aneinanderschließenden Zellschichten und die Haargebilde. Die darauf folgende Rinde führt bei dieser Art sehr reichlich Stärke, besonders peripher, und in den Stärke enthaltenden Zellen bleibt die Gerbstoffreaktion aus. Die Angabe von Chauvel (1903, 61), daß den oberirdischen Stengeln von *Oxalis* allgemein der Stärkegehalt abgeht, ist nicht richtig. Den großen Idioblasten der Rinde kommen aber sehr beträchtliche Gerbstoffmengen zu. Gleiches gilt von der Scheide des Zentralzylinders. Das Mark ist hier vom Holzkörper stark eingeengt und läßt weniger deutliche Verhältnisse erkennen.

Günstiger für das Studium des Marks ist *O. macrostylis* Jacq., wo das periphere Mark zusammenhängend gerbstoffhaltige Zellen führt und das innere Mark reich an gerbstofferfüllten Idioblasten ist, die denen der Rinde gleichen und zwischen gerbstofffreiem Gewebe eingeschlossen sind. Die Rinde fand ich bei dieser Art

stärkefrei, das Gerbstoffvorkommen in ihr jedoch, wie bei *O. canescens*, auf Idioblasten beschränkt. Auch hier sind die beiden äußersten Zellagen des Stengels kontinuierlich mit Gerbstoff angefüllt, der im übrigen Gewebe vor allem im noch erkennbaren primären Siebteil des Bastringes auffällt.

Die Bauverhältnisse des Stengels und die Lokalisation des Gerbstoffs in ihm sind ziemlich die gleichen bei den anderen in diese Gruppe zu stellenden *Oxalis*-Arten meines Materials: *O. rubella* Jacq. mit an Stärke reicher Rinde und Mark, *O. pentaphylla* Sims. und *rosacea* (*rosea* Jacq.?), in deren Parenchym Stärke nicht erkennbar war.

In der Blattspreite ist der Gerbstoff oftmals ziemlich homogen auf alle Gewebe verteilt. So ist er bei *O. rubella* und der im Mesophyll Stärke enthaltenden *O. canescens* besonders in den Epidermen, aber auch im Mesophyll sehr ausgeprägt. Bei *rubella* und ähnlichen Formen (*canescens*) sind die Epidermiszellen an den Außenwänden stark verdickt und haben hier ein Knötchen. (Hildebrand, l. c. 125.) Bei *O. pentaphylla* ist die Epidermis der Unterseite so hoch wie das ganze dreischichtige Mesophyll; die Epidermis der Oberseite besteht aus weniger hohen Zellen und führt Gerbstoff, während jene der Unterseite die Reaktion nur unsicher oder wenig deutlich ergeben. Die Hauptmengen des Gerbstoffs trifft man hier dagegen in langgestreckten Zellen, die als Scheide den Zug des Haupt- und der Nebennerven begleiten. Für den Gerbstoff ist dabei die Blattspitze besonders charakteristisch. Das Mesophyll zeigt bei dieser Art keine Gerbstoffreaktion an.

Im Blatt von *O. macrostylis* Jacq. ist das Mesophyll wieder sehr reich an Gerbstoff. Die Epidermen weisen wie bei *O. pentaphylla* den Unterschied einer stark vorgewölbten großzelligen und gerbstofffreien Unterseite und einer von kleineren Zellen gebildeten, auch vorgewölbten gerbstoffhaltigen Oberseite auf. Die Trichome der Spreite sind gerbstoffleer.

Bei allen diesen Arten tritt das Kalziumoxalat sehr zurück. Drusenartige Kristallbildung traf ich im Blatt von *O. rubella* an.

2. Oxalsäure führende *Oxalis*-Arten ohne Gerbstoff. Die an dieser Stelle zu besprechenden Spezies stehen in geradem Gegensatz zu der ersten Gruppe, insofern ihnen bei ausgesprochener Gegenwart gelösten Oxalats der Gerbstoff fehlt. Im voraus muß hierzu bemerkt werden, daß die gelösten Oxalate von *Oxalis* innerhalb der Zellen gespeichert werden, nicht, wie Chauvel (1903, 109, 186) im Anschluß an L. Morot und C. Acqua meint, in den Interzellularen. Diese Angaben müssen auf Täuschungen des Reaktionsbildes beruhen, wie sie in der im methodischen Teil dieser Arbeit auseinandergesetzten Weise durch für die genaue Lokalisierung kristalloider Stoffe ungeeignete Lösungen zustandekommen. In der Weiterbildung ihrer irrtümlichen Auffassung gehen die genannten Autoren sogar so weit, die Interzellularen mit einem protoplasmatischen Wandbeleg versehen sich vorzustellen (cf. S. 305).

Im morphologischen Aufbau unterscheiden sich die hier zu schildernden Pflanzen von jenen Gerbstoffspezies dadurch, daß ihnen oberirdische Stengelorgane fehlen und daß die langgestielten Blattspreiten sehr ansehnlich ausgebildet sind. Die Fiederblättchen sind herzförmig und horizontal gestellt; das Mesophyll ist meist von bifacialer Struktur; die Spaltöffnungen liegen auf der Unterseite der Blattfläche.

Der Blattstiel erinnert im anatomischen Aufbau an die Stengel der gerbstoffhaltigen *Oxalis*-Arten. Auf die Epidermis folgen wenige Lagen einer kleinzelligen peripheren Rinde, der sich die sehr weiten im interzellularenreichen Verbande stehenden Zellen der mittleren Rinde anschließen. Die innere bis an den Zentralzylinder reichende Rinde besteht wiederum aus kleineren Zellelementen. Im Perizykel trifft man niemals Sklerenchym an (Chauvel l. c. 62). Der Zentralzylinder des Blattstiels hat getrennte Gefäßbündelanordnung (Chauvel l. c.); die Gefäßbündel sind aber meist dicht zusammengedrängt, so daß der Blattstiel wie von einem einzigen zentralen Bündel durchzogen erscheint: Das Mark tritt wenig in die Erscheinung.

Die Lokalisation des gelösten Oxalats im Blattstiel sei zunächst für *O. compressa* Jacq. wiedergegeben. Die Epidermis und die Trichome enthalten kaum gelöstes Oxalat, das erst in den darunter liegenden engen Rindenzellen anhebt und in der großzelligen mittleren Rinde sich zu sehr beträchtlichen Mengen steigert. Die innerste aus kleineren Zellen bestehende Rinde ist bei dieser Art dicht mit Stärke angefüllt und frei von Oxalsäure.

Analoge Befunde stellt die Untersuchung von *O. Bowiei* Lindl. fest. Die Innenrinde ist hier jedoch stärkefrei, dagegen reich an gelöstem Oxalat, womit sie die äußeren Rindenschichten übertrifft. Auch die Epidermis, die Trichome, die Blattstielmitte sind bei dieser sehr säurehaltigen Spezies oxalatführend.

Die Spreite von *O. compressa* weist Epidermen auf, die blasenförmig nach außen vorgewölbt sind; dies gilt besonders für die Unterseite, deren Epidermiszellen an die Blasen auf dem Blatt von *Mesembryanthemum cristallinum* erinnern; die oberseitige Epidermis ist, hiermit verglichen, mehr abgeflacht. Das Palissadenparenchym des bifazialen Mesophylls ist zweischichtig, das Schwammgewebe dreischichtig. Das Mesophyll ist höher als die in ihren Ausdehnungen so wesentlich gesteigerte Epidermis.

Bei *O. Bowiei* umfaßt das undeutlich bifaziale Mesophyll drei bis vier Zellschichten, und die Epidermen kommen dem Mesophyll an Höhe gleich.

Das gelöste Oxalat wird allein von den Epidermen gespeichert, in gleichem Maße ohne Unterschied der Blattseite. Diese Blätter stimmen also hierin mit den früher beschriebenen der *Rumex-*, *Phytolacca-* und *Beta*-Arten überein und unterscheiden sich von dem in anatomischer Hinsicht zum Vergleich herangezogenen *Mesembr. cristallinum,* wo außer der Epidermis auch das Mesophyll etwas Oxalsäure führt.

In diese Gruppe der oxalathaltigen *Oxalis*-Spezies gehört auch *Oxalis acetosella* L. Bei dieser Art ist die Lokalisation der Oxalsäure von Gießler (l. c. 21 ff.) besonders eingehend untersucht worden, so daß mir in dieser Pflanze ein geeignetes Objekt gegeben war, jene von Gießler durch Chlorkalziumlösung als Reagens erzielten Befunde mittels Ferrolösung nachzuprüfen. Das Ergebnis der Untersuchung war die Übereinstimmung mit dem von Gießler entworfenen Bilde der Lokalisation in allen wesentlichen Punkten (cf. auch S. 307).

Über den Grad der Azidität brachten die Untersuchungen von Ad. Mayer (1875) Aufschluß. Mayer fand, daß die trockene Substanz der Pflanze zu 12 % aus Oxalsäure besteht. Obgleich junge Blätter erst ein Dritteil des Gewichts älterer ausmachten, betrug ihr Oxalatgehalt dennoch nur 1,5 % weniger als in diesen. — Daß die Säure von *O. acetosella* im Licht abnimmt, hat Lange (1886) nachgewiesen.

Die Lokalisation der Oxalsäure betreffend, zeigte das mit essigsaurer Ferrolösung injizierte Material folgende Einzelheiten.

In der Blattspreite werden große Mengen von Oxalat wiederum in den beiden Epidermen gespeichert, die davon etwa gleichviel enthalten. Die Epidermiszellen sind fast so mächtig wie das dreischichtige Mesophyll; die der Unterseite sind gewölbt und lassen zwischen sich Raum für die sehr kleinen Stomata; die nicht minder großen Epidermiszellen der Oberseite sind mehr abgeflacht. Selten trifft man in dem hier homogenen Mesophyll auf Spuren von Oxalatreaktion. Auf Querschnitten sowie bei der Betrachtung des Blattes von der Fläche sieht man, daß die Gewebe des Mittelnerven nicht mehr Oxalat bergen als die übrige Spreite. Die Oberseite trägt Trichome, die leer von Säure sind, aber die Reaktion auf Gerbstoff ergeben. Dieser ließ sich sonst in der ganzen Pflanze nirgends nachweisen — auch nicht in den Wurzeln —, vielleicht nur noch in den Trichomen des Fruchtstiels.

Im Blattstiel finden sich die nämlichen Einzelheiten des anatomischen Baues und der Oxalatlokalisation wie sie bei *O. compressa* dargestellt worden sind. Man erkennt das gelöste Oxalat in der peripheren Rinde, ganz besonders aber in der Mittelrinde. Die Innenrinde und der Perizykel sind sehr reich an Stärke und frei von Oxalat. Dieses ist aber im Zentrum des Blattstiels deutlich vorhanden.

Das Rhizom von *O. acetosella* trägt dicht gedrängt die stehengebliebenen zu Reservestoffbehältern umgewandelten Blattstielbasen der vorjährigen Blätter und gleicht einer Zwiebel, deren Achse gestreckt ist und an der entlang die Schuppen aufgereiht sind (Chauvel l. c. 165). Gelöstes Oxalat findet sich wenig in der Epidermis, mehr im peripheren Gewebe der Blattstielreste. Das innere Parenchym dieser speichert Stärke und ist frei von Oxalsäure. Das Parenchym des Rhizomkörpers selbst führt kaum etwas gelöstes Oxalat, ist aber sehr reich an Drusen von Kalziumoxalat.

Aus den Achseln jener Blattstielbasen entspringen langgestreckte, unterirdische bewurzelte Achsen mit schuppigen Niederblättern. Die Lokalisation der Oxalsäure stimmt hier mit dem für den Blattstiel angegebenen Befund überein: Reichliche Reaktion im peripheren, keine im stärkespeichernden inneren Rindenparenchym. Die schuppigen Niederblätter führen viel, die Wurzeln und Wurzelhaare nichts von gelöstem Oxalat.

Der Fruchtstiel gleicht im Bau dem Blattstiel, doch ist bei dem ersten das Mark deutlicher ausgebildet. Vor allem enthält hier die Epidermis größere Quantitäten von Oxalsäure, wogegen ihr Vorkommen in der Rinde spärlich zu nennen ist. Mit sehr hohem Oxalatgehalt ist schließlich die Wandung der Kapselfrucht zu erwähnen.

3. Gleichzeitiges Vorkommen von Gerbstoff und gelöstem Oxalat bei Oxalis. Eine eigenartige Kombination der im Vorhergehenden beschriebenen typischen Fälle des Gerbstoff- bezw. Oxalsäurevorkommens konnte bei *Oxalis lunata* festgestellt werden. Diese großblättrige Art mit breiten, saftreichen Fiedern gleicht im äußeren und inneren Bau den Formen *compressa* und *Bowiei*. Der Blattstiel weist abermals kleinzellige und großzellige Rindenelemente auf, die stärkeleer gefunden wurden; die Anordnung der Gefäßbündel ist sehr deutlich getrennt, Mark und primäre Markstrahlen sind wohl ausgebildet. Die Epidermen der Blattspreite sind vergrößert, die der Unterseite ist blasenförmig ausgestülpt; ihre Zellen sind kugelig und springen nach außen spitzellipsoidisch vor. Das bifaziale Mesophyll besitzt zwei hohe Palissadenschichten, in deren obere hin und wieder breite Zellen eingeschaltet sind, die einen großen Kristall von Kalziumoxalat als Inhaltskörper führen. Das Schwammparenchym ist weniger mächtig entwickelt.

Blattstiel und Spreite enthalten Gerbstoff und Oxalsäure zugleich, jedoch in getrennten Geweben. Die Sachlage ist hier die folgende. Im Blattstiel tritt der Gerbstoff auf in den Haaren sowie in den zwei die Oberfläche bildenden Zellschichten, die englumig, starkwandig und etwas prosenchymatisch gestreckt sind; ferner darunter in vereinzelten langen und weiten Idioblasten, die aber nur hier anzutreffen sind und nicht tiefer in die Rinde vordringen. Die Rinde enthält keine Gerbstoffzellen, sie ist frei von Gerbstoff und birgt gelöstes Oxalat in beträchtlicher Menge. Das gelöste Oxalat begegnet uns also bei dieser Form an einer Stelle, wo es in den Blattstielen der früher besprochenen Arten den Hauptort seiner Lokalisation erkennen ließ. Diese Rindenzellen sind auch hier außerordentlich weit und von der Länge jener peripheren Gerbstoffzellen; zwischen sich lassen sie sehr große Interzellularen. Wiederum nimmt ihr Lumen nach dem Zentralzylinder hin ab. In der nächsten Umgebung von diesem ist kein gelöstes Oxalat mehr nachweisbar; hier liegt an den Siebteilen der getrennten Bündel eine Scheide von eng aneinander schließenden Zellen, die wieder mit Gerbstoff erfüllt sind. Im übrigen

Zentralzylinder herrscht das Gerbstoffvorkommen, gelöstes Oxalat fehlt durchaus. So im Phloëm, im Mark und den primären Markstrahlen; die beiden letztgenannten Gewebe mit langen und weiten, dicht zusammenstehenden Gerbstoffzellen.

In der Spreite ist das Mesophyll gerbstoffhaltig, mit Ausnahme der die großen Kalziumoxalatkristalle enthaltenden breiten Schaltzellen des Palissadengewebes. Dem Mesophyll fehlt das gelöste Oxalat ganz und gar. Solches wird aber in den Epidermen gespeichert. Die Epidermis der Unterseite ist davon erfüllt, sie übertrifft etwas die der Oberseite, wo merkwürdigerweise zwischen den oxalathaltigen Zellen oxalatfreie, dafür aber Gerbstoffreaktion anzeigende Elemente liegen.

Oxalis lunata zeigt also mit großer Deutlichkeit, wie Gerbstoff, gelöstes Oxalat und Kalziumoxalat sich in einem Organ zugleich vorfinden, dabei aber dennoch histologisch einander ausschließen können. Sieht man in Oxalsäure und Gerbstoff chemische Schutzmittel der Pflanze, so ist man veranlaßt, wenn man die Pflanze und ihre Organe als Ganzes nimmt, hier von „Häufung“ dieser Schutzmittel zu sprechen; die einzelnen Gewebe, ja sogar die einzelnen Elemente dieser können dann ihrerseits dieselben Stoffe im Verhältnis des „Vikariierens“ enthalten.

Die Epidermis des Blattstiels und die der Spreite zeigen, wie ersichtlich, ein nahezu antagonistisches Verhältnis ihrer Inhaltsstoffe. — *O. lunata* lehrt in mehr allgemeiner Beziehung, daß, wo es an den Gefäßbündeln zur Ausbildung einer durch Inhaltsstoffe charakterisierten Scheide kommt, diese mit Gerbstoff, nicht mit Oxalsäure erfüllt ist, — selbst wenn in dem benachbarten Parenchym Oxalate gelöst sind. Auch früher fanden wir in Scheiden niemals sichtliche Anhäufung von gelösten Oxalaten vor.

Ein gegenseitiges Sichersetzen von Gerbstoff und Oxalsäure erfolgt bei den *Oxalis*-Arten also nur in Epidermis und Grundgewebe. Die Vikariationsfähigkeit beider Stoffe in der Spreitenepidermis von *Oxalis* ist auch insofern ein wichtiges Moment, als die Epidermis hier in sehr augenfälliger Weise die Speicherfunktion für Wasser übernommen hat. Bei der Schilderung der Sukkulenten hatten wir der besonders von Aubert (1892) betonten transpirationshemmenden Eigenschaft der sauren Säfte gedacht. Wo diese bei *Oxalis* den Inhalt der Epidermiszellen ausmachen, werden sie in gleicher Richtung wirksam sein und zugleich als osmotischer Faktor den Turgor auf hohem Stande erhalten.

Die nämliche Funktion, der Austrocknung entgegenzuwirken, hat Warming (1883) für den in den Epidermen überwinternder Blätter lokalisierten Gerbstoff in Anspruch genommen.

Besteht diese Auffassung zu Recht, so fällt auf das Vikariieren der in Rede stehenden Stoffe in den Blattepidermen von *Oxalis* ein besonderes Licht. Die Pflanze würde sich in den typisch differenten Fällen des einen oder anderen Stoffes als eines Mittels für die zu sichernde Wasserversorgung bedienen, die hier der

Epidermis in besonderem Grade obliegt. Gleichzeitig wäre Angriffen von seiten der Tierwelt, insbesondere der die Pflanzenorgane von der Oberfläche abtragenden Kleintierwelt (Schnecken) wirkungsvoll entgegengearbeitet.

Ob die Stoffe in der Epidermis selbst ihren Ursprung nehmen oder aus dem Mesophyll in jene einwandern, das zu entscheiden wäre eine physiologische Aufgabe, die für den Gerbstoff durch Kraus (1889, 50) von Fall zu Fall sowohl in dem einen wie in dem anderen Sinne entschieden wird.

Wie weit die ökologischen Schutzfunktionen der fraglichen Stoffe reichen, muß natürlicherweise am lebenden Objekt durch Beobachtung und Experiment aufgehellt werden. Viele *Oxalis*-Arten besitzen auch Exkretbehälter mit harzigem Inhalt, der nach Hildebrand (1884, 125) die Feinde der damit ausgestatteten Pflanzen fernhalten soll. Auch dies wäre, zugleich im Zusammenhang mit jenen Fragen, Gegenstand der auf lebendes Material gerichteten ökologischen Untersuchung.

Euphorbiaceae.

Die Befunde an *Euphorbia*-Milchsäften sind bereits mitgeteilt worden. Ich prüfte noch Stengel und Blatt von *E. cyparissias* L. auf gelöstes Oxalat und auf Gerbstoff; jenes war nicht nachweisbar, dieser ist im Stengelzentrum reichlich vorhanden. Gerbstoffhaltige Idioblasten sind für die Euphorbiaceen im Bast, in der primären Rinde und im Mark angegeben und werden als Elemente zweifelhafter Natur angesehen (Solereder 1899, 833 ff.). Kalziumoxalat fehlt nach Solereder (1908, 288) zumeist bei *Euphorbia*.

Balsaminaceae.

Für die Gattung *Impatiens* sind Rhaphidenschläuche charakteristisch (Solereder l. c.). Gelöstes Oxalat vermochte die Untersuchung der Stengel und Blattstiele von *I. glanduligera* Royle und *parviflora* DC. nicht nachzuweisen. Die Stengelepidermis von *I. glanduligera* zeigt Gerbstoffreaktion.

Vitaceae.

Die Vertreter dieser Familie sind ausgesprochene Rhaphidenpflanzen. Die Rhaphiden liegen in den Zellen bündelweise in Schleim eingeschlossen. Man findet das Kalziumoxalat ferner in Form der Drusen oder drusenartiger knolliger kristalliner Körper. Außerdem kommen nach Solereder (1899, 251, 256) Einzelkristalle in den Achsen vor. — Bekannt sind für die Vitaceen weiterhin gelöste Salze organischer Säuren, bezw. diese selbst in freiem Zustande, und die Azidität des Blattsaftes zeigt Lichtabnahme, wie Lange (1886) für *Vitis vinifera* nachgewiesen hat. Die Blätter derselben Pflanze enthalten nach den Angaben bei Wehmer (1911) bis 2 % saures Kaliumtartrat (Weinstein), ferner saures Kalziumtartrat und — malat, freie Weinsäure, Äpfelsäure, Protokatechusäure und Bernsteinsäure, sowie Oxalate.

Gelöstes Oxalat vermochte ich allerdings bei *Vitis vinifera* und bei *Ampelopsis Veitchii* nicht aufzufinden. Ich prüfte daraufhin: Stengel, Blattstiel, Blattspreite und Ranke. Dagegen gelang der Oxalatnachweis bei *Ampelopsis quinquefolia* Mx., wo ich im Stengel die Oxalsäure im Rindenparenchym, in den Ranken gleichfalls im Parenchym finden konnte und wo sie wohl auch im Blattstiel vorhanden ist. Die Spreite ist leer davon. — Oxalsäure und „Gerbsäure" werden als Inhaltsstoffe der Beeren genannt (Wehmer 1911).

Die untersuchten Teile der drei besagten Pflanzen fand ich immer gerbstoffhaltig. Bei *A. quinquefolia* ist allgemein das Phloëm der Bündel (Siebteil) der Ort des Gerbstoffvorkommens.

A. Veitchii zeigt folgende Verteilung des Gerbstoffs: Im Stengel vorhanden in Epidermis, in der inneren Rinde, im Phloëm; sehr wenig im Mark, wo selten einzelne Zellen die Reaktion ergeben. — Im Blattstiel ist das sehr mächtige Grundgewebe gerbstoffrei; anders wiederum das Phloëm; sehr geringe Quantitäten lassen sich in Epidermis und Hypoderm erkennen. — In der Blattspreite ist besonders das Palissadenparenchym, dann auch das Gefäßbündel des Nervs gerbstoffhaltig. Sehr große Mengen davon führen die Ranken.

Gerbstofflokalisation bei *Vitis vinifera*: Im Stengel sind Epidermis, ganz besonders aber Siebteil[1]) und Mark der Sitz des Gerbstoffs. Im Mark finden sich vertikale Zellreihen damit angefüllt. Die Rinde ist ziemlich gerbstoffleer. — Im Blattstiel führen Epidermis, Phloëm und zentrales Parenchym Gerbstoff. — Die Blattspreite weist wiederum ein gerbstoffhaltiges Palissadenparenchym auf (Kraus 1889, 48), dagegen herrscht Gerbstoffleere in Epidermis und Schwammparenchym. — Die Gerbstoffverteilung in den Ranken wiederholt die im Stengel angetroffenen Einzelheiten. — Die Rhaphidenzellen führen keinen Gerbstoff, wie man sehr deutlich im Stengel sehen kann, wo im Mark zugleich Rhaphiden- und Gerbstoffreichtum nebeneinander gegeben sind.

Rhaphiden sind in allen Organen enthalten; sie sind im Verein mit dem Gerbstoff die Wehr der Pflanze gegen die Vernichtung durch tierische Angreifer (Stahl 1888, 92). Der Anteil des gelösten Oxalats an dieser ökologischen Funktion ist, wo es vorkommt, wahrscheinlich unbedeutend im Vergleich mit jenen beiden Schutzmitteln und nicht höher zu veranschlagen als die Schutzwirkung der die Azidität der Säfte im übrigen ausmachenden sauren Bestandteile.

Begoniaceae.

Zahlreiche mehr oder minder oxalsäurereiche Vertreter der Gattung *Begonia* sind bereits von Gießler (1893, 16 ff.) untersucht worden, und es soll hier auf die Befunde dieses Autors ver-

---

[1]) Nach Briosi (zit. n. Kraus 1889, 55) sind beim Weinstock die Siebröhren gerbstoffhaltig.

wiesen werden. In der Blattspreite fand Gießler die weitaus größten Oxalatmengen in den zumeist als mehrschichtiges Wassergewebe ausgebildeten Epidermen. Der Blattstiel speichert die Säure bei stark sauren Arten in Epidermis und Parenchym, bei schwächer sauren Arten vorwiegend zentral. Im zweiten Falle kann die Peripherie gleichzeitig Gerbstoff enthalten (Gießler l. c. 36). Nur die oberirdischen Organe führen Oxalsäure, während die Wurzeln gerbstoffhaltig sind.

Dies konnte ich für eine *Begonia* spec. bestätigen, deren Spreite an der Blattstielinsertion in Wasser Wurzeln getrieben hatte. In den Wurzeln und Wurzelhaaren war mit Ferrolösung kein Oxalat nachweisbar, wohl aber in der zugehörigen Spreite.

Begonia Rex gehört nach Gießler zu den schwach sauren Begonien, deren epidermales Wassergewebe einschichtig ist. Gelöstes Oxalat führte in meinem Material besonders das lockere Schwammparenchym, selten die Epidermis der Blattunterseite und das Palissadengewebe; nichts davon ließ die papillöse oberseitige Epidermis erkennen. Das Palissadengewebe ergab Gerbstoffreaktion.

Im Drusen enthaltenden Blattstiel tritt die Oxalsäure in der Epidermis und ihren Zotten in Erscheinung, ebenso im Grundgewebe.

Gießler betont neben der Schutzwirkung gegen Tierfraß, die dem Oxalatgehalt der Begonien bei deren Mangel an mechanischen Schutzwaffen zukommen soll, die Leistungsfähigkeit des sauren Zellsaftes für die Turgeszenz der Wassergewebe.

Cactaceae.

Die sauren Säfte der Kakteen führen viel primäres Kalziummalat, sowie Gummi und schleimartige Substanzen (Aubert 1892; Wehmer 1911). Sie stellen eine Lösung von geringer Verdunstungsgeschwindigkeit dar, und dieses Moment sowie der Besitz einer dicken Kutikula (Stahl 1888, 79; Aubert l. c. 2) ermöglichen diesen Xerophyten bei spezifisch sukkulentem Bau der Vegetationsorgane das Dasein in den trockensten Klimaten (Wiesner 1889, 85).

Sehr im Vordergrund steht der schon von Schleiden (1839) hervorgehobene Gehalt an Kalziumoxalat (-Drusen, Sphärite), der hier bis 80 und 90 % der Trockensubstanz ausmachen kann (Czapek 1905, 422). Der Reichtum an primärem Kalziummalat, der die Kakteen zu den Crassulaceen in Beziehung setzt, läßt a priori auf Abwesenheit von gelöstem Oxalat schließen. Es besteht hier genau die umgekehrte Sachlage jener Pflanzen, die bei Besitz von Kalziumoxalat einen Überschuß an gelösten oxalsauren Salzen aufzuweisen haben.

Ich prüfte Schnitte von *Rhipsalis salicornioides* mittels Ferrolösung, ohne gelöstes Oxalat finden zu können. Die stachellosen

und epiphytischen *Rhipsalis*-Arten sind durch große Mengen von zähem schwer wasserlöslichen Schleim ausgezeichnet, der in besonderen Zellen des Grundgewebes neben den Kristallzellen angetroffen wird (Solereder 1899, 461 ff.; Wehmer 1911.) Der Schleimgehalt vieler Kakteen ist nach Stahl ein wirksames Schutzmittel gegen die Angriffe der Kleintierwelt. Bei anderen Arten treten vikariierend oder mit dem Schleim zugleich widerwärtig schmeckende Alkaloide auf (Stahl 1888, 78 f.; Wehmer l. c.).

Oenotheraceae.

Die Oenotheraceen gestatten in ökologisch-chemischer Hinsicht den Anschluß an die Vitaceen, indes mit dem Unterschied, daß den von mir daraufhin geprüften Vertretern der hier zu schildernden Familie gelöste Oxalate ganz allgemein fehlen. Sehr im Vordergrund stehen bei allen Arten Rhaphiden- und Gerbstoffgehalt, die sich zu einer verdoppelten Schutzwehr vereinigen, wie Stahl (1888, 91, 105) hervorgehoben hat. *Oenothera biennis* L. führt ferner reichliche Mengen von Schleim (Wehmer, l. c.), *Circaea lutetiana*, *Epilobium hirsutum* u. a. besitzen Haare, die ein saures Exkret absondern. (Stahl, 1888, 41 f.) Welche Säure oder Säuren hier vorliegen, ist noch nicht festgestellt. Ich konnte in den Drüsenhaaren von *Circaea lutetiana* L. sehr deutliche Gerbstoffreaktion erzielen. Der Gerbstoffgehalt der Stengel und Blattstiele ist enorm hoch: Kocht man diese Teile mit Ferrolösung, so erhält man eine förmliche Tinte der Eisen-Gerbstoffverbindung. Epidermis, Grundgewebe, Phloëm sind die Orte der Gerbstofflagerung. Die Blattstielepidermis hat in den Schließzellen der Spaltöffnungen keinen Gerbstoff aufzuweisen.

Die oberirdischen Teile von *Oenothera biennis* sind gleichfalls sehr gerbstoffreich. Dies gilt auch für den Fruchtknoten, die Samenknospen und die Staubblätter. Dagegen sind die Blütenblätter, denen mit den anderen Organen der Besitz von Rhaphiden gemeinsam ist, frei von Gerbstoff. — Analoge Verhältnisse gelten für Stengel und Spreite von *Fuchsia*.

Umbelliferae.

Charakteristische Stoffe der Umbelliferen sind ätherische Öle, die sich in den Früchten (hier auch fette Öle), sowie im Kraut und in den Wurzeln vorfinden. Das Vorkommen organischer Säuren ist vereinzelt. (Wehmer, l. c.) So wird für die Möhre Äpfelsäure im freien Zustande und als Kaliumsalz angegeben. (Wehmer, l. c.) Ich prüfte Schnitte der Möhre mit Ferrolösung auf Oxalsäure und Gerbstoff, kann aber nur von deren Abwesenheit berichten. Ebenso verhielten sich oberirdische Teile von *Carum carvi* L.[1]).

---

[1]) Angaben über mit Kaliumbichromat fällbaren Gerbstoff verschiedener Umbelliferen bei Berthold (1898 u. 1904).

Pirolaceae.

Monotropa hypopitys L. gehört zu den Pflanzen, die durch den Mangel des Kalziumoxalats bekannt sind. (Solereder, 1899, 552, 930[1].) Es war also von Interesse, zu prüfen, ob die Pflanze vielleicht gelöste Oxalate produziert. Die mit Ferrolösung behandelten frischen Schnitte aus dem fleischigen Stengel erweisen sich als leer von gelöstem Oxalat, ergeben aber sehr starke Gerbstoffreaktion. Kamienski traf im Grundgewebe und Gefäßbündelsystem des Stengels weitlumige Gerbstoffzellen an (cit. n. Solereder, 1899, 553). Das Kraut des Fichtenspargels soll ferner bei Destillation ein ätherisches Öl liefern, das als Spaltprodukt eines in der Pflanze präexistierenden Glykosids angesehen wird. (Wehmer, 1911.)

Primulaceae.

Für die Primulaceen ist das Fehlen des Kalkoxalats, wenigstens in den vegetativen Organen, ein gemeinsames Merkmal. (Solereder, 1899, 566, 930; 1908, 201.) *Trientalis europaea* L. führt, wie ich mich überzeugen konnte, weder im Stengel noch im Blatt gelöstes Oxalat oder Gerbstoff.

Plumbaginaceae.

Das Kalziumoxalat tritt bei den Plumbagineen wenig hervor (Solereder, 1899, 560 ff.), dafür um so mehr die Ausscheidung von Kalziumkarbonat an den Blättern durch besondere Kalkdrüsen. Die Blätter der *Statice Gmelini* Willd. sind mit einer Salzkruste bedeckt, in der sich Kalium-, Natrium-, Magnesium-Chloride und -Sulfate erkennen lassen. (Wehmer, 1911.) Nach Volkens (zit. n. Solereder, 1899, 560 ff.) ist die Mehrzahl der *Statice*-Arten ohne Kalkausscheidung. Bei *St. speciosa* L. sind die vorhandenen Kalkdrüsen unter das Niveau der Epidermisoberfläche gerückt. (Solereder, l. c.) Ich untersuchte Blattstiel und Spreite dieser Art auf gelöstes Oxalat, das nicht nachweisbar war.

Asclepiadaceae.

Diese mit Milchsaft in ungegliederten Milchröhren ausgestatteten Pflanzen zeigen das Kalziumoxalat in Form von Einzelkristallen oder Drusen. (Solereder, 1899, 603 ff.) Glykoside und Alkaloide, sowie Kautschuk gelten als typische Stoffklassen. (Wehmer, l. c.) Vereinzelt sollen organische Säuren vorhanden sein. — Die Achse von *Stapelia reclinata* reagierte, mit der Schnittfläche gegen Lackmuspapier gepreßt, stark sauer. Oxalsäure wird aber hierbei nicht in Frage kommen; sie war jedenfalls mittels Ferrolösung nicht nachzuweisen.

Labiatae.

Die mit ätherischem Öl versehenen Blätter der Labiaten wird die Untersuchung wohl meist vergebens auf gelöstes Oxalat

[1]) Kohl (1889, 184 f.) fand bei Monotropa sehr wenig Kalziumoxalat (— Monokline Kristalle in den Blättern).

prüfen. Kalziumoxalat ist vorhanden und zeigt die Formen von Nädelchen, Stäbchen, Oktaëdern, selten von Drusen. (Solereder, 1899, 718 f.) — Ich nahm *Ajuga reptans* L. als Vertreter dieser Familie zum Objekt, konnte aber nur die Abwesenheit des gelösten Oxalats verzeichnen.

Solanaceae.

Bei der chemischen Charakterisierung der Solanaceen stehen obenan die Alkaloide; ferner finden sich Glykoside, organische Säuren, während ätherische Öle fast gänzlich fehlen. (Wehmer, l. c.) Von „freien" Säuren werden genannt: Äpfelsäure, Zitronensäure, Weinsäure u. a., sowie Gerbsäuren. (Wehmer, l. c.) Auch gelöstes Oxalat — das saure Kaliumsalz — ist angegeben, so für *Atropa belladonna*. (Czapek, 1905, 420; Husemann, 1882, 193 f.; Euler, 1908, 17.) Nach Tunmann (1913, 143) soll das Vorkommen des gelösten Oxalats bei *Atropa* sehr vom Boden abhängig sein; im Juni war es im Blatte nicht nachweisbar.

Ich untersuchte zu Ende Mai von *Atropa belladonna* L. Blattspreite (Epidermis und Mesophyll gesondert), Blattstiel, jüngere und ältere Achsen, dazu den auf Objektträger gepreßten Stengelsaft mittels Ferrolösung, ohne auch nur Spuren von Oxalsäure nachweisen zu können. Gleiches ergab im Herbst die Prüfung der reifen Beeren. — Dabei ist das Kalziumoxalat sehr auffallend. Der Stengel führt im Mark die bei den Solanaceen typischen Zellen mit tetraëdrischem Kristallsand. Solche vermochte ich in den Blättern nicht aufzufinden, in Übereinstimmung mit de Barys Angabe (1877, 150), wonach die Körnchenschläuche mit Kalziumoxalat im Atropalaube fehlen[1]).

Ähnlich verhält sich *Nicotiana rustica* L., mit Kristallsand im Blattstiel bei gänzlichem Fehlen gelösten Oxalats.

Indes wiederholt sich dieser Befund nicht bei allen Vertretern der Familie. So konnte ich im Stengel und Blattstiel von *Solanum tuberosum* L. neben dem Kristallsand auch gelöstes Oxalat in beträchtlichen Mengen antreffen. Die Kalziumoxalat führende Spreite derselben Pflanze ergab aber keine Spur gelösten Oxalats, desgleichen Schnitte von der Knolle.

Anders *Datura stramonium* L., wo ich zur Mitte des Juli in der Blattspreite große Mengen von Oxalsäure vorfand, ebenso, und vielleicht mit peripherer Lokalisation im oxalatsandhaltigen Blattstiel. Merkwürdigerweise war der mit Kristallsandzellen versehene Stengel hier leer von Oxalsäure. — Das Oxalsäurevorkommen muß aber großen Schwankungen unterliegen: Anderes Spreitenmaterial von *Datura stramonium*, aus dem Juni, ließ nichts von gelöstem Oxalat erkennen. — Das Kalziumoxalat der Spreite ist in Form von Drusen abgelagert, und zwar nur in den etwa die Mittellinie des Spreitenquerschnitts einhaltenden Sammelzellen an der Grenze von Palissaden- und Schwammgewebe.

---

[1]) Karsten-Oltmanns, Lehrbuch der Pharmakognosie (1909, 167) gibt für die Folia Belladonnae Oxalatsandzellen als vorhanden an.

Über das Vorhandensein von Gerbstoff in den untersuchten Solanaceen kann ich positive Angaben nicht machen. Im Kraut von *Solanum tuberosum* findet sich „Tabakgerbsäure“ (Wehmer, 1911), und Kraus (1889, 50) sah in der Epidermis, nicht im Chlorophyllgewebe des Kartoffelblattes die Chromreaktion auf Gerbstoff.

Scrophulariaceae.

Ich prüfte Stengel und Blatt von *Linaria cymbalaria* Mill., ohne gelöstes Oxalat oder Gerbstoff nachweisen zu können. Die Pflanze soll u. a. Weinsäure, Äpfelsäure, Essigsäure und Gerbsäure enthalten, bei hohem Kalkgehalt der Asche. (Wehmer, 1911.) Da das Kalziumoxalat hier wie bei den übrigen Scrophulariaceen sehr wenig zur Geltung kommt (Solereder, 1899, 659 f.), so dürften in der Hauptsache lösliche Kalksalze der genannten Säuren vorliegen, ein Verhalten, das die Gegenwart gelöster Oxalate auszuschließen pflegt.

Gesneraceae.

Das Blatt von *Aeschynanthus pulcher* besitzt ein vielschichtiges Hypoderm, das auf Wasserspeicherung angelegt ist. Die Reaktion des Saftes ist sauer. Eine Abnahme der Azidität unter dem Einfluß des Lichtes konnte Warburg (1886—88, 73, 77) bei *Aeschynanthus splendens* nicht feststellen. Oxalsäure liegt hierbei, soweit meine Ermittelungen an *Aesch. pulcher* reichen, nicht vor.

Acanthaceae.

Acanthus mollis L. führt im Blatte Schleim, der nach Dethan im Nervenparenchym gespeichert wird und Membranschleim sein soll (n. Solereder, 1908, 251). Die Zellen der Oberhaut sind reich an kristallinem Kalkoxalat (n. Kohl, 1889, 36). — Es gelang nicht, im Blattstiel Oxalsäure nachzuweisen.

Rubiaceae.

In stofflicher Hinsicht sind die Rubiaceen charakterisiert durch den Besitz von Alkaloiden und Glykosiden, sowie von Gerbsäuren (Wehmer, l. c.). Oxalsäure liegt als Kalksalz vor, das bei *Rubia* und *Galium* die Gestalt der Rhaphiden aufweist.

Rubia tinctorum L. führt im Blatt Zitronensäure (Wehmer, l. c.) und Gerbsäure („Rubitannsäure“), analog die *Galium*-Arten („Galitannsäure“). — Die Reaktion auf gelöstes Oxalat hat, mit den oberirdischen Teilen von *Rubia tinctorum*, *Galium boreale* L. und *verum* L. vorgenommen, nur negativen Erfolg.

Im Blatt von *Galium boreale* und im Stengelmark von *G. verum* fand ich gelbe, bei gekreuzten Nicols stark leuchtende Sphärite, gleichviel ob die Schnitte in destilliertes Wasser oder in Ferrolösung gelegt worden waren. Es sind anscheinend dieselben Bildungen, die bereits Netolitzky (1905, n. Solereder, 1908, 175) im Alkoholmaterial und in Glyzerinpräparaten von *Galium*-Arten (*lucidum* All. und *palustre* L.) gesehen hat und die im Aussehen den Hesperidinkristallen gleichen sollen.

Valerianaceae.

Den Vertretern dieser Familie fehlt allgemein, mit der einzigen Ausnahme der Gattung *Patrisia* (Solereder, 1908, 177), und wenigstens in den vegetativen Organen, die Ablagerung von Kalziumoxalat. Bei *Valerianella auricula* DC. (Blattstiel) sind auch gelöste Oxalate, wie ich mich vergewissern konnte, nicht vorhanden.

Stahl (1888, 77) hebt den großen Schleimgehalt der Blätter von *Valerianella olitoria* hervor und führt auf diesen den Schutz zurück, der die Pflanze vor Schädigung durch Schneckenfraß bewahrt.

Compositae.

Aus der unübersehbaren Fülle der Formen wurden einige wenige Spezies herausgegriffen, deren Untersuchung die Abwesenheit gelösten Oxalats zum Ergebnis hatte. Es gilt dies für *Kleinia nerifolia, Galinsoga parviflora* Cav., *Carduus defloratus* L. — Kristallines Kalkoxalat ist bei den Compositen verbreitet, Gerbsäuren (eisengrünend) sind nachgewiesen[1]).

C. Allgemeiner Teil. Folgerungen aus den Befunden der Einzeluntersuchungen.

Wir kommen dazu, den Ertrag der im Vorangegangenen mitgeteilten speziellen Untersuchungen herauszustellen und wollen damit beginnen, die Befunde zusammengedrängt in eine für unsere Aufgabe verwertbare Ordnung zu bringen.

1. Verbreitung der gelösten Oxalate (Oxalsäure) im Pflanzenreich.

Es waren Vertreter folgender Familien und Gattungen, bei denen sich der Besitz von gelöstem Oxalat mit den im methodischen Teil angegebenen Hilfsmitteln feststellen ließ:

Polypodiaceae: *Lonchitis*; *Polygonaceae*: *Rheum, Rumex, Polygonum, Emex, Oxyria*; *Chenopodiaceae*: *Chenopodium, Beta, Atriplex, Spinacia*; *Phytolaccaceae*: *Phytolacca*; *Aizoaceae*: *Mesembryanthemum*; *Portulacaceae*: *Portulaca*; *Oxalidaceae*: *Oxalis*; *Vitaceae*: *Ampelopsis*; *Begoniaceae*: *Begonia*; *Solanaceae*: *Solanum, Datura*.

Vergleichen wir diese Reihe mit der Gesamtheit des vorgeführten Pflanzenmaterials, so fällt zunächst auf, daß die untersuchten Thallophyten in dieser Reihe fehlen. Dies hat seinen Grund einmal darin, daß die ausgewählten Objekte nicht mit dem Anspruch genannt werden können, schlechthin als Vertreter des Thallophytenreiches zu gelten: Dazu ist, wie

[1]) Daniel, Le tannin dans les Composées. (Rev. gén. de bot. T. II. 1890. — Ferner Berthold (1898 u. 1904).

bereits früher hervorgehoben, das Gebiet zu umfangreich, und die zahlreichen Oxalsäure produzierenden Pilze z. B. würden einen solchen Anspruch sogleich widerlegen. Nichtsdestoweniger ist, andrerseits, das Vorkommen von gelöstem Oxalat bei Thallophyten als vereinzelt zu bezeichnen und nicht in eine Linie zu stellen mit den viel zahlreicheren, allerdings auch besser gekannten Vorkommnissen innerhalb der Kormophytengruppe. Vielleicht mag hier die höhere Differenzierung der Vegetationsorgane der Ansammlung gelöster Oxalate in irgendeiner Hinsicht günstiger sein.

Wenn wir weiter versuchen, innerhalb der Kormophyten das Vorkommen der Oxalsäure in systematische Zusammenhänge einzustellen, so taucht die eben besprochene Schwierigkeit von neuem herauf: Wiederum bedingt der Zwang, aus der unübersehbaren Fülle des zu prüfenden Materials einiges Wenige herausnehmen und als repräsentativ ansehen zu müssen, den Notstand, nur einem Bruchteil der natürlichen Zusammenhänge einigermaßen gerecht zu werden. Wenn die mikrochemische Arbeitsweise zu einer Stütze des Systematikers werden soll[1]), muß sie spezialistisch gebraucht, d. h. auf einen verengten Kreis von Objekten angewendet werden und diesen mit möglichster Vollständigkeit durchmessen.

So stehen denn die soeben in systematischer Folge zusammengestellten Vorkommnisse der Oxalsäure meist ziemlich vereinzelt da, an weit voneinander abstehenden Stellen des Systems (*Ampelopsis—Begonia—Solanaceae*). Es waren eigentlich allein die Gattungen der *Polygonaceae* und vor allem die Familien der nahe verwandten Centrospermen-Reihe, die in dem hier untersuchten Material zum Zusammenschluß zu einer größeren verwandtschaftlichen Gruppe hindrängten, von der sich dann sagen läßt, daß in ihr das gelöste Oxalat mit relativer Konstanz wiederkehrt. Nur die Amarantaceen machten eine Ausnahme, und es wäre eine Aufgabe fernerer Studien, das Vorkommen bzw. Fehlen des gelösten Oxalats bei den Centrospermen mit der ins einzelne gehenden Vollständigkeit einer speziell darauf gerichteten Untersuchung weiter zu verfolgen. Ergebnisreich würde das gleiche Verfahren vielleicht auch bei den Geraniales sein, wo die *Oxalis*-Arten ein dankbares Feld gewesen sind und interessante Beziehungen sich z. B. zu den Spezies von *Geranium* und *Pelargonium* ergeben möchten, die in der Literatur als zum Teil gleichfalls oxalsäurehaltig genannt worden sind.

2. Kalziumoxalat, gelöstes Oxalat und Gerbstoff.

Vergessen darf man hierbei freilich nicht, daß — woran gerade *Oxalis* zu erinnern geeignet ist — innerhalb eines eng gezogenen Formenkreises sehr ungleichartige chemische Ver-

[1]) Solereder 1899, 4 ff. — Molisch 1913, 8. — Tunmann 1913, Vorwort.

hältnisse gegeben sein können, die einer Verallgemeinerung des chemischen Verhaltens, etwa zum Reihen- oder Familiencharakter, ja schon zum Gattungscharakter, sich hindernd in den Weg stellen. Das, was man ökologisch als Vikariieren der chemischen Schutzmittel auffaßt, arbeitet gerade der generalisierend-systematischen Forschungsrichtung entgegen, ihr, die aus gleichem Verhalten in chemisch-stofflicher Hinsicht verwandtschaftliche Beziehungen zwischen Gattungen und Familien aufzufinden bemüht ist.

Es hat sich gezeigt, daß die Oxalsäure innerhalb mehrerer Formenkreise des untersuchten Materials mit den Gerbstoffreaktionen zeigenden Stoffen im Vikariationsverhältnis sich befindet, also bei einer Art nachgewiesen werden kann, während sie bei einer verwandten fehlt und durch Gerbstoff ersetzt ist. Sieht man zunächst einmal ganz ab von einer ökologischen Deutung solcher Vorkommnisse und betrachtet man diese rein als regelmäßig feststellbare Fakta, so wird man die so beschaffenen Spezies einer Gattung als typische Fälle ansprechen dürfen, die sich auf Grund der Anwesenheit des einen bei Abwesenheit des anderen Stoffes gegenseitig ausschließen. Wir fanden mehrfach noch einen dritten solchen Typus verwirklicht, der durch gleichzeitiges Vorkommen beider Stoffe in einem Organ bestimmt ist.

Der naheliegende, wenn auch noch ungeklärte Zusammenhang, der zwischen gelöstem Oxalat und in fester Form abgelagertem Kalziumoxalat vorauszusetzen ist, war der Anlaß, auch auf dieses und die Formen seines Auftretens in den untersuchten Pflanzen zu achten. Die folgende Übersicht soll das wesentliche, was der spezielle Teil über das Vorkommen bzw. Fehlen von Kalziumoxalat, gelöstem Oxalat und Gerbstoff im einzelnen ergeben hat, in verallgemeinerter Form wiederholen.

A. Pflanzen ohne Ablagerung von Kalziumoxalat. Gelöstes Oxalat fehlt stets.

I. Mit Gerbstoffgehalt: *Monotropa* m. E.; *Euphorbia* (*-lathyrus*: gelöstes Kalksalz im Milchsaft).

II. Ohne ausgesprochenen Gerbstoffgehalt: *Hepaticae*; *Musci*; *Equisetum*; viele Gramina; *Papaveraceae*; *Cruciferae*; *Primulaceae*; *Valerianella*.

B. Pflanzen mit Ablagerung von Kalziumoxalat.

I. Gelöstes Oxalat fehlt, kein deutlicher Gerbstoffgehalt: *Vaucheria*; *Lichenes*; *Lycopodium*; *Monstera*; *Lemna* (Rhaphid.); *Tradescantia* (Rhaphid., Drus.); *Liliaceae, Amaryllidaceae, Orchidaceae, Peperomia* (Rhaphid.); *Viscum* (Drus., Sphärite, Einzelkrist.); *Asarum*; *Amarantaceae* (Drus., Kristallsand); *Mesembryanthemum* zum Teil (Rhaphid.); *Cactaceae* (Drus., Sphärite. — Auch gelöstes Kalksalz); *Umbelliferae*; *Labiatae*; *Aeschynanthus* u. a.

II. Gelöstes Oxalat fehlt, bei mehr oder minder ausgesprochenem Gerbstoffgehalt: *Spirogyra*; *Filices*; *Rumex* zum Teil (Drus.); *Polygonum* zum Teil (Drus., Einzelkrist.); *Mesembryanthemum* zum Teil; *Crassulaceae* (auch gelöstes Kalksalz); *Leguminosae*; *Geranium pratense*; *Oxalis* zum Teil (Drus., Einzelkrist.); *Impatiens* (Rhaphid.); *Vitaceae* zum Teil (Rhaphid., Drus., Einzelkrist., auch gelöstes Kalksalz); *Oenotheraceae* (Rhaphid., Drus.); *Solanaceae* zum Teil (Oxalatsand, Drus., Einzelkrist.); *Rubiaceae* (Rhaphid.); *Compositae*.

III. Gelöstes Oxalat vorhanden; Gerbstoff fehlt in den oxalathaltigen Organen: *Lonchitis* (Rhaphid., Einzelkrist.); *Rumex* zum Teil; *Oxyria* (Drus.); *Chenopodiaceae* (Drus., Kristallsand); *Phytolaccaceae* (Rhaphid.); *Mesembryanthemum* zum Teil; *Oxalis* zum Teil.

IV. Gelöstes Oxalat sowie mehr oder weniger Gerbstoff in demselben Organ vorhanden: *Rumex* zum Teil; *Rheum*; *Polygonum* zum Teil; *Mesembryanthemum* zum Teil; *Portulaca* (Drus.); *Oxalis lunata*; *Ampelopsis quinquefolia*; *Begonia*; *Solanaceae* zum Teil.

Diese Übersicht weist zunächst auf einen wichtigen allgemeinen Tatbestand hin: Pflanzen, in denen die Ablagerung von Kalziumoxalat fehlt, lassen auch das gelöste Oxalat vermissen. Im übrigen sehen wir zwischen den drei in ihrem Vorkommen bzw. Fehlen miteinander verglichenen Stoffgruppen alle Kombinationen verwirklicht, die möglich sind. Von Interesse sind dabei jene Fälle, wo eine Gruppe von Pflanzen — Gattung oder Familie — mehreren der unter B aufgestellten Klassen zugleich angehört, d. h. wo einzelne Vertreter der Gruppe dieses, andere ein abweichendes Verhalten erkennen lassen. Das sind dann die vorhin als ,,typisch" bezeichneten Fälle, die von der ökologischen Deutung des rein Tatsächlichen teilweise als Beispiele für das ,,Vikariieren der Schutzmittel" in Anspruch genommen werden. Die Klassen II und III der Übersicht lassen diese Fälle leicht herausfinden.

So ersetzen sich also gelöstes Oxalat und Gerbstoff, um auf die prägnantesten Beispiele hinzuweisen, bei Vertretern der Gattungen *Rumex, Mesembryanthemum, Oxalis*. Erweitert man diesen Gesichtspunkt zur Vergleichung von Gattungen verschiedener systematischer Stellung, so kann man Gleiches für *Phytolacca* und *Lonchitis* einerseits, *Vitis* und *Oenothera* andrerseits aussprechen (— bei allen zukommendem Rhaphidengehalt gegenseitiges Sichersetzen von gelöstem Oxalat und Gerbstoff). Ein analoges antagonistisches Verhalten zeigt die Gegenüberstellung der *Chenopodiaceen* und *Crassulaceen* auf: Dort Oxalsäuregehalt bei Abwesenheit von Gerbstoff, hier Gerbstoffgehalt bei Gegenwart gelöster Kalksalze.

In anderen Fällen sind die Unterschiede minder gegensätzlich ausgebildet. So führen alle untersuchten Arten von *Polygonum* Gerbstoff. Bei einigen Spezies tritt gleichzeitig gelöstes Oxalat

hinzu. Diese sind dann aber nicht so reich an Gerbstoff als die reinen Gerbstoffspezies. Es läßt sich als allgemeine Regel hinstellen: Je isolierter einer der fraglichen Stoffe in der Pflanze auftritt, desto reichlicher ist er vorhanden, desto ausgesprochener die ihn anzeigende Reaktion. Daher ist auch bei den unter IV der Übersicht genannten Vorkommnissen die nebeneinander gegebene Gegenwart von Oxalsäure und Gerbstoff quantitativ, soweit dies nach dem Augenschein des mikrochemischen Bildes beurteilt werden kann, für jede dieser Stoffgruppen nicht so ergiebig wie ihr isoliertes Vorkommen. Dies war auch bei Vertretern der Gattung *Rheum* hervorzuheben, wo das Mehr des einen ein Weniger des anderen Stoffes im Gefolge hat.

Den vollkommenen Gegensatz zu diesen in typischer Weise kombinierten Fällen bilden jene Vorkommnisse, wo gelöstes Oxalat und Gerbstoff gleichzeitig fehlen. In der Gattung *Mesembryanthemum* ist dies neben allen übrigen unter B der Übersicht zusammengestellten Möglichkeiten verwirklicht.

3. Verteilung von Oxalsäure und Gerbstoff im Pflanzenkörper.

Wir behalten uns den Weg einer ökologischen Interpretation dieser Sachverhalte zunächst noch vor und fahren damit fort, das Vorkommen der beiden Stoffgruppen in dem untersuchten Pflanzenmaterial weiter zu kennzeichnen. Es kommt nunmehr darauf an, unter den Einzelfällen des speziellen Teils nach einer allgemeinen Regel zu suchen, von der die Verteilung von Oxalsäure und Gerbstoff auf die verschiedenen Organe der Pflanze sowie auf die Gewebestruktur jener beherrscht sein möchte. Im voraus wird dazu zu bemerken sein, daß es sich hierbei um Regeln handelt, die Ausnahmen zulassen, nicht um ausnahmslose Gesetzmäßigkeiten: Die mitgeteilten Einzelheiten sind oft einander geradezu entgegengesetzt, wenn man von der einen Art, Gattung oder Familie zur anderen übergeht. Dennoch sind die fraglichen Verhältnisse der gröberen und feineren Lokalisation nicht regellos nebeneinandergestellt, wenn es auch nicht möglich ist, die Verteilung von Oxalsäure und Gerbstoff in der Pflanze aus einem einzigen Punkte restlos zu verstehen.

a) **Verteilung auf die Organe.**

Auf Grund seiner mikrochemischen Befunde stellte Gießler (l. c. 28) den allgemeinen Satz auf, daß die Wurzeln von Oxalsäure frei sind und daß sonstige unterirdische Pflanzenteile (Ausläufer, Rhizome) relativ weniger Säure speichern als die über der Erde befindlichen Organe. Gießler steht hierbei in Übereinstimmung mit den älteren Aziditätsbestimmungen von Kraus (1884, 146 ff.), nach denen — mit Ausnahme der *Crassulaceen* — allgemein die Blätter die sauersten, die Wurzeln die am wenigsten sauren Teile der Pflanze sind und dem Stengel eine mittlere Azidität zukommt.

Überblicken wir das eigne Untersuchungsmaterial, so können wir nicht umhin, für eine Anzahl von Pflanzen den Satz von Gießler zu bestätigen. So sind die gerbstoffreichen Wurzeln von *Polygonum filiforme, polystachyum, Fagopyrum* leer von gelöstem Oxalat, und ebenso verhält sich das Rhizom des in seinen oberirdischen Teilen oxalsäurereichen *Polygonum cuspidatum*; Gleiches ist zu sagen über die Wurzeln von *Begonia* (gerbstoffhaltig), *Oxalis acetosella* (gerbstofffrei) sowie über die Kartoffelknolle. Geringe Oxalatmengen sind nachweisbar in dem Rhizom von *Polygonum filiforme.*

Aber auch das entgegengesetzte Verhalten war wiederholt zu bemerken. So speichern die unterirdischen Achsen und Niederblätter von *Oxalis acetosella* nicht unerhebliche Oxalatmengen, bei *Polygonum divaricatum* war das Rhizom reicher daran als die oberirdischen Teile, und auch die Wurzeln dieser Pflanze lassen deutliche Oxalsäurereaktion erkennen. Dies konnten wir auch als Untersuchungsbefund der jungen Wurzeln von *Rumex acetosa* hervorheben, die Gießler immer säureleer fand (l. c. 13). Vollends zeigen die Wurzeln von *Spinacia* und *Portulaca* die Oxalsäurereaktion in beträchtlichem Grade, wenn sie auch darin von den oberirdischen Teilen noch übertroffen werden, womit die allgemeine Regel von Kraus in beiden Fällen sich bestätigt. Für andere Fälle gilt dies zweifellos nicht, so in jenen, wo die Blattspreite leer von gelöstem Oxalat gefunden wurde, dieses aber im Blattstiel und Stengel reichlich vertreten war (*Polygon. cuspidatum, Rheum palmatum* var. *tanguticum, Lonchitis hirsuta, Ampelopsis quinquefolia, Solanum tuberosum*).

b) **Verteilung auf die Gewebe.**

Die Verteilung des gelösten Oxalats auf die verschiedenen Organe des Pflanzenkörpers ist also nicht durchgehends von einer gemeinsamen Regel beherrscht, und in ähnlicher Weise zwiespältig sind die Befunde, die für die allgemeine Frage nach der feineren Lokalisation der Oxalsäure innerhalb der Organe, ihrer Verteilung auf die Gewebestruktur, heranzuziehen sind.

Als gesichert kann indes nach allen Erfahrungen der Satz gelten, daß gelöste Oxalate nur in Epidermis und Grundgewebe enthalten sind, während das Gefäßbündelsystem oxalatleer ist und die parenchymatischen Gefäßbündelscheiden, mit dem übrigen Parenchym verglichen, niemals durch besonderen Gehalt an Oxalsäure bevorzugt sind (cf. Gießler, l. c. 13). Wenn in injiziertem Material häufiger auch die Tracheen mit Ferrooxalatniederschlag erfüllt angetroffen werden, so ist dies eine auf Unvollkommenheiten der Präparation zurückführbare Erscheinung (cf. den methodischen Teil, S. 307). Anders die Lokalisation des Gerbstoffs, der sich sehr oft im Siebteil der Bündel, auch in den parenchymatischen Elementen des Gefäßteils antreffen läßt und ein sehr regelmäßiger und markanter Inhalt der Gefäßbündelscheiden da ist, wo er in einem Pflanzenteil nachweisbar wird.

Nimmt man hierzu die zahllosen Vorkommnisse des Gerbstoffs in den Epidermen und Grundgeweben der ihn speichernden Organe, so sieht man den Gerbstoff histologisch mannigfaltiger vertreten als die Oxalsäure.

Vielleicht darf man hierin einen prinzipiellen physiologischen Gegensatz zwischen Oxalsäure und Gerbstoff vermuten, insofern dieser, wie Kraus (1889, 53) gezeigt hat, sehr weitgehend zu Wanderungen im Pflanzenkörper befähigt ist und hierbei das Leitsystem als Weg zwischen den Blättern und den unterirdischen Teilen benutzt. Eine solche Wanderfunktion scheint, wenn man lediglich auf die histologischen Sachverhalte hinblickt, der Oxalsäure nicht zuzukommen. Allerdings würden dem die makrochemischen Untersuchungsergebnisse von Steinmann (1917) entgegenstehen, der beim Rhabarber Ableitung von Säure aus der Spreite in den Stiel angibt. Die Entscheidung der Frage ist an dieser Stelle nicht angängig und muß weiteren Studien überlassen bleiben, die in gleichem Maße die makro- und die mikrochemische Methodik verwenden. Es wäre z. B. auch denkbar, daß in einem gegebenen Falle die Oxalsäure sich durchaus passiv verhielte, während die sonstigen an der Azidität teilhabenden Säuren zu einer Ableitung und Wanderung befähigt wären.

Es bleibt nunmehr die weitere Frage, ob die Verteilung der Oxalsäure auf Epidermis und Grundgewebe vielleicht an sonstige Regelmäßigkeiten geknüpft ist. In dieser Hinsicht hat Gießler (l. c.) auf mehrere Momente hingewiesen, die wir unter Verwendung der eignen Ergebnisse diskutieren wollen.

4. Die periphere Lokalisation der Oxalsäure.

Nach Gießler ist die Oxalsäure in den vegetativen Organen der Pflanze peripher lokalisiert, d. h. in der Epidermis oder doch vorwiegend in den peripheren Geweben (l. c. 28). Die epidermale Lagerung der Oxalsäure ist am deutlichsten in den Laubblättern ausgeprägt. In Stengelgebilden, Blatt- und Blütenstielen übernimmt gemeinsam mit der Epidermis die Rindenpartie des Grundgewebes die Speicherfunktion (l. c.).

a) **Blattspreiten.**

Periphere Lokalisation des gelösten Oxalats ist jedenfalls ein sehr allgemeiner Tatbestand. So konnten wir in den Blattspreiten von *Oxalis, Portulaca, Phytolacca, Beta* das gelöste Oxalat zum Teil ausschließlich in der Epidermis feststellen. Bei *Portulaca oleracea* kommt überdies der Oxalsäuregehalt des hypodermalen Wassergewebes hinzu, und auch *P. grandiflora* bestätigt die Regel, insofern das hier zentral gelegene Wassergewebe oxalatarm gefunden wurde, während erheblichere Mengen außer in der Epidermis noch in dem peripher angeordneten Assimilationsgewebe nachweisbar waren. Auch im Blatt von *Mesembryanthemum cristallinum* ist die Oxalatlokalisation vorzugsweise peripher: Die epidermalen Bläschen sind überaus reich an Oxalsäure, das Mesophyll führt

davon nur wenig. Besonders aber jene *Mesembryanthema*, deren Blattquerschnitt sich der Kreis- oder Dreiecksform nähert, ordnen sich der allgemeinen Regel ein, in dem zwar nicht die Epidermis, wohl aber das peripher gestellte Assimilationsparenchym oxalsäurehaltig ist, im Unterschied zu dem zentralen, säureleeren Wassergewebe.

b) **Blattstiele und Achsen.**

Diese *Mesembryanthemum*-Blätter leiten zu dem Verhalten der Blattstiele und Achsen über. Eine sichtliche Bevorzugung der Rindenpartie konnte festgestellt werden bei Stengeln bzw. Blattstielen von *Spinacia, Portulaca, Rheum, Mesembryanthemum cristallinum* (Stengel), *Oxalis* (Blattstiel), *Ampelopsis, Datura.*

c) **Ausnahmen.**

Dennoch hat die von Gießler aufgestellte Regel nicht ausnahmslose Geltung. Hinsichtlich der stengelförmigen Gebilde hat auch Gießler darauf aufmerksam gemacht, daß hier das Mark öfters der Sitz ansehnlicher Säuremengen ist (l. c. 28), so daß sich das sonst angetroffene Verhältnis zwischen Peripherie und Zentrum geradezu umkehren kann (*Begonia*, l. c. 18, 20 f.). Ein sehr säurereiches Stengelmark fanden wir bei *Rumex scutatus.* In den Stengeln bzw. Rhizomen der oxalatführenden *Polygona* war es geradezu typisch, daß die Oxalsäure ganz vorwiegend in der nahezu gerbstoffleeren Markregion lokalisiert ist, während die Rinde regelmäßig von Gerbstoff erfüllt ist. In vielen Fällen ist aus dem erzielten mikrochemischen Reaktionsbilde auf eine gleichmäßige Verteilung des gelösten Oxalats über das gesamte Grundgewebe zu schließen. — Auch die Blattspreite folgt nicht immer der allgemeinen Regel. So ist in *Rheum*-Blättern die Epidermis leer von Oxalsäure, diese aber im Schwammgewebe anzutreffen; *Polygonum Fagopyrum* führt die Oxalsäure in Epidermis und Schwammgewebe. Die vorhin für periphere Lagerung genannten rundlichen oder kantigen *Mesembryanthemum*-Blätter zeigen das gelöste Oxalat jedenfalls nicht in der Epidermis, worauf im folgenden noch einzugehen ist.

5. Oxalsäuregehalt und Chlorophyllgehalt der Gewebe.

Als weiteres allgemeines Resultat vertritt Gießler den Satz, daß, wenn im Blatt das Assimilationsparenchym im Vergleich mit der Epidermis immer nur sehr geringe Säuremengen führt, so auch sonst ein Antagonismus zwischen Säuregehalt und Chlorophyllgehalt eines Gewebes besteht. Ein analoger Gegensatz wird zwischen Säuregehalt einerseits und Kristalldrusen oder Stärke als Inhalt der Zellen andrerseits aufgestellt (l. c. 14, 28). Im Zusammenhang hiermit steht für Gießler der von ihm mehrfach beobachtete Säurereichtum der farblosen Wassergewebe, den er im Unterschied gegen Warburg (l. c.) stark betont (l. c. 29).

Gießler befindet sich mit dieser Ansicht eines antagonistischen Verhältnisses zwischen Säure- und Chlorophyllgehalt

der Organe nicht allein zu Warburg, sondern auch zu den übereinstimmenden Ergebnissen von Kraus (1884) und Aubert (1890, 1892) im Gegensatz. Kraus fand im Stengel das grüne Gewebe saurer als das Mark, die Blattspreite saurer als den Blattstiel, die intensiv grüne Blattspitze saurer als die übrige Spreite, in dickfleischigen Blättern die grüne Peripherie saurer als das farblose Zentrum. Nach Aubert ist der Säuregehalt eines Organs direkt proportional seinem Chlorophyllreichtum. Auch unsere Befunde an den rundlichen und kantigen Blättern der *Mesembryanthema* fügen sich dieser Auffassung von Warburg, Kraus und Aubert durchaus ein: Nur im grünen Assimilationsgewebe trafen wir gelöstes Oxalat an, das der Epidermis und dem Wassergewebe abgeht. Andrerseits kommt die Sachlage, wenn wir mehr dünne- und flächenförmig entwickelte Spreiten ins Auge fassen, viel eher der von Gießler vertretenen Anschauung nahe, indem in diesen Fällen vorwiegend die Epidermis, die oft als Wassergewebe ausgebildet ist, als säureführendes Organ fungiert.

Vielleicht besteht ein tiefgehender Gegensatz zwischen solchen flächenförmig gestalteten Spreiten und jenen sukkulenten Blättern, die mit ihrer deutlichen Sonderung in Peripherie und Zentrum mehr die Form der Achse nachahmen. Auch in achsenförmigen Organen — Stengeln und Blattstielen — ist ja oft das periphere grüne Grundgewebe der bevorzugte Sitz der Oxalsäure.

Gießler scheint dabei entgangen zu sein, daß die von ihm betonte periphere Lokalisation der Oxalsäure und der Antagonismus von Chlorophyll- und Säuregewebe dort miteinander in Widerspruch kommen müssen, wo, wie in achsenförmigen Organen, die Peripherie von grünem, das Zentrum von farblosem Gewebe gebildet wird. Nur die Ausnahmen von der ersten Regel können dann die zweite stützen und umgekehrt.

Wir sehen jedenfalls, daß die Oxalsäure im grünen wie im farblosen Gewebe in gleichem Maße auftreten kann, und es dürften die speziellen Bauverhältnisse der Organe entscheiden, ob das eine oder das andere gegeben ist. Die Regel, daß die Lokalisation der Oxalsäure vorwiegend peripher ist, scheint sich angesichts aller dieser variablen Vorkommnisse relativ am besten zu behaupten, insofern dadurch der Oxalatgehalt dünner Blätter in der als farblose Epidermis gestalteten Peripherie ebenso begreiflich wird wie die Beschränkung des Oxalats auf das gleichfalls periphere grüne Assimilationsgewebe der massigen *Mesembryanthemum*-Blätter. Vermittelnde Übergänge zwischen den Extremen sind das flächenförmige und zugleich sukkulente Blatt von *Mesembr. cristallinum* sowie das zylindrische Blatt von *Portulaca grandiflora*.

6. Oxalsäure, Stärke, Kalziumoxalat und Gerbstoff in ihrem gegenseitigen histologischen Verhältnis.

Als ein antagonistisches Verhältnis von allgemeiner Verbreitung kann dagegen das zwischen Oxalsäure- und Stärkegehalt

eines Gewebes gelten. Stengel und Blattstiele der *Oxalis*-Arten sind hierfür sehr ausgeprägte Beispiele. Die Oxalsäure ist hier im peripheren Rindenparenchym lokalisiert, und die innere Rinde ist oft dicht angefüllt mit Stärkekörnern. Wo bei einer Spezies an Stelle der Oxalsäure Gerbstoff auftritt, ist zwischen Gerbstoff und Stärke das nämliche gegensätzliche Verhalten erkennbar. Oft liegen mächtige Gerbstoffidioblasten inmitten gerbstofffreien, stärkereichen Gewebes. So ist es auch bei den Gerbstoffschläuchen der *Polygonaceen*.

Zellen mit geformtem Kalziumoxalat (Rhaphiden, Drusen, Kristallsand, Inkrustationen) pflegen frei zu sein von gelöstem Oxalat wie von Gerbstoff. Innerhalb eines gerbstoffhaltigen Parenchyms können sich solche Zellen mit oxalsaurem Kalk geradezu als Idioblasten herausheben. Bei den *Crassulaceen* sind Wagner (1887) die gleichen Gegensätze von Gerbstoff und Stärke, Gerbstoff und Kalkoxalat begegnet, ohne daß sich nach ihm diese Inhaltskörper jedoch nebeneinander völlig ausschließen. Daß in der Regel in einer Zelle Gerbstoff und Stärke nicht gleichzeitig gespeichert werden, hat neuerdings Sperlich (1917) an vielen Blütenpflanzen zeigen können, indem er mittels Spuren von freiem Jod beide Stoffe mikrochemisch nebeneinander nachwies.

Verschiedene Möglichkeiten bestehen, wenn wir das Verhältnis von gelöstem Oxalat und Gerbstoff betrachten. In manchen Fällen sind beide Stoffgruppen in derselben Zelle zugleich nachweisbar, so in der Spreitenepidermis von *Rumex acetosa*. Häufig schließen sich Gerbstoff und Oxalsäure, wo sie in einem Organ gleichzeitig vorkommen, histologisch völlig aus, so in den Blättern der *Mesembryanthema*, wo der Gerbstoff auf typische Idioblasten beschränkt ist oder bei *Oxalis lunata*, wo das Mesophyll bis auf die mit einem Kalziumoxalatkristall versehenen Zellen gerbstoffhaltig ist und Epidermiszellen das gelöste Oxalat speichern. Der Blattstiel derselben Pflanze führt in der Peripherie und im Zentralzylinder lediglich Gerbstoff, in der dazwischen liegenden Rinde allein gelöstes Oxalat.

Als allgemeine Tatsache ist es anzusehen, daß in einem oxalathaltigen Gewebe nicht alle Zellen mit Oxalsäure erfüllt sind, vielmehr finden sich säureleere Elemente zwischen den die Oxalatreaktion zeigenden Zellen. Gießler (l. c. 18) neigt dazu, diese Erscheinung auf Unvollkommenheiten der Präparationsmethode zurückzuführen. Man muß aber beachten, daß auch andere Inhaltsstoffe der Zellen, so der Gerbstoff, oftmals nicht diffus im ganzen Gewebe verteilt sind, sondern eine gewisse Differenzierung der Zellen in Gerbstoff führende und benachbarte gerbstofffreie im Gefolge haben, die im übrigen äußerlich meist ununterschieden sind.

7. Ökologische Funktionen der Oxalsäure bezw. des Gerbstoffs.

Die Zellen, in denen Oxalsäure nachgewiesen werden kann, sind regelmäßig dünnwandig, parenchymatisch und reich an

Zellsaft. Die Säuren setzen eben, wie bei Gelegenheit des sukkulenten Typus bereits geschildert, den Turgor auf einen hohen Stand (de Vries), andrerseits vermindern sie den Wasserverlust durch Verdunstung, und dies kommt darin zur sichtbaren Gesamtwirkung, daß die säurereichen Organe im Vergleich mit säurefreien den höheren Wassergehalt aufweisen und dazu bei geringem sonstigen Transpirationsschutz (*Crassulaceen, Mesembryanthema*) dennoch eine unbeträchtliche Verdunstungsgröße zeigen, die um so niedriger ist, je saurer die betreffenden Organe sind. (Aubert 1892.)

Damit beginnen wir die ökologischen Funktionen zu erörtern, die der Oxalsäure im Haushalt des Organismus zuzumessen sind.

a) **Bedeutung für die Wasserökonomie.**

Die genannten physikalischen Eigenschaften im Verein mit der oft beobachteten peripheren, insbesondere epidermalen Lagerung machen die Oxalsäure geeignet, in der Wasserökonomie der damit versehenen Pflanzen eine wichtige Stelle einzunehmen. Besonders anschauliche Verhältnisse bestehen bei dem mit oxalathaltigen Epidermalbläschen ausgestatteten *Mesembryanthemum cristallinum*, worüber Volkens berichtet hat (1887, 52 f., 122).

Der sichtbare Transpirationsschutz stark oxalsaurer Pflanzenteile ist immer sehr spärlich. So fehlen im allgemeinen Haarbildungen und die Kutikula ist wenig ausgebildet, dagegen treten bisweilen Wachsüberzüge auf. (*Mesembryanthemum*; *Oxalis*: Hildebrand, l. c. 126.)

Möglicherweise hat der Gerbstoffgehalt des Zellsaftes analoge Wirkungen auf die Transpiration, wie dies Warming (1883) ausgesprochen hat. Es wäre dann der Weg dazu gebahnt, das häufig beobachtete Sichvertreten von Oxalsäure und Gerbstoff unter dem Gesichtspunkt der Wasserökonomie zu begreifen, wie dies bei den *Oxalis*-Arten angedeutet worden ist. Für die Entscheidung solcher Fragen kann indes der mikrochemische Befund immer nur erste Anregungen geben, auf die das Experiment sowie die Beobachtung der im Zusammenhange ihrer natürlichen Umgebung lebenden Pflanze zu folgen haben, um für Vermutungen eine sichere Grundlage herauszuarbeiten. Gerade die vergleichende mikrochemisch-anatomische Betrachtung der Oxalis-Arten macht darauf aufmerksam, daß bei großer Übereinstimmung der mit ihrer Hilfe erkennbaren Einzelzüge doch erhebliche Unterschiede der Lebensweise bestehen können. Im Bau der Spreite zeigt z. B. die den feuchten Waldesschatten bewohnende *Oxalis acetosella* wichtige Übereinstimmungen mit ausgesprochen xerophilen Formen Südafrikas, und der beträchtliche Säuregehalt der erstgenannten ist angesichts der mesophilen Lebensweise nicht recht zu verstehen, wenn man ihn lediglich als der Wasserökonomie dienstbar deuten will. (cf. S. 349.)

b) Bedeutung als Schutzmittel gegen die Angriffe der Tierwelt.

Damit ist zugleich ein Hinweis gegeben, die ökologische Funktion der Oxalsäure noch in einer anderen Richtung zu suchen, und in dieser Hinsicht hat sich die von Stahl (1888) vertretene Auffassung fruchtbar bewährt, die in dem Oxalsäuregehalt ein Schutzmittel der Pflanze gegen die Vernichtung durch die Tierwelt erblickt.

Manche Erscheinungen des Sichersetzens von gelöstem Oxalat und Gerbstoff im Pflanzenkörper werden erst unter diesem Gesichtspunkt ökologisch begreifbar. Wenn wir an dem vorgeführten Material in manchen — wenn auch nicht allen — Fällen sehen konnten, daß die oberirdischen Teile reich an Oxalsäure, die unterirdischen ebenso reich an Gerbstoff sind, so ist diese Differenz nicht aus der Transpirationsbilanz der Pflanze zu verstehen, wie es das stellvertretende Vorkommen der Stoffe in der Spreite nahelegen konnte. Daß dem Gerbstoff neben seinen sonstigen physiologischen Funktionen die Bedeutung eines Schutzmittels gegen tierische Angreifer zukommen muß, ist ganz allgemein in die Vorstellung der darüber nachdenkenden Autoren übergegangen.[1]) Auch Kraus (1889, 21) pflichtete dieser Ansicht bei und sprach noch die Vermutung aus, daß die Gerbstoffe auf Grund ihrer antiseptischen Eigenschaften zugleich ein Schutz gegen Fäulnis sein möchten. Für dies zweite Moment spricht zweifellos das häufige Auftreten der Gerbstoffe in den unterirdischen, von ständiger Feuchtigkeit umgebenen Teilen der Pflanze.

Als Schutzstoff gegen die Tierwelt, besonders Schnecken und andere Kleintiere zu wirken, wird der Gerbstoff auch dank seiner oft in charakteristischer Weise die Peripherie der Organe bevorzugenden Lagerung befähigt sein (Stengel von *Polygonum*, Blätter von *Mesembryanthemum*), worin er der für die Verteilung der Oxalsäure bestehenden Regel folgt. Die Ausnahmestellung, die der Gerbstoff insofern innehat, als er abweichend vom Oxalat auch in parenchymatischen Gefäßbündelscheiden und im Gefäßbündel selbst, zumal im Siebteil, mit erheblichen Quantitäten vertreten sein kann, macht ihn noch in besonderer Eigenschaft zum Schutze der Leitungsbahnen geeignet (cf. Stahl 1888, 122).

c) Vikariieren und Häufung von Oxalsäure und Gerbstoff.

Das in dieser Arbeit besprochene Material lieferte also weitere Beispiele für das Vikariieren von Oxalsäure und Gerbstoff, sowohl zwischen verschiedenen Arten derselben Gattung oder Familie, wie auch zwischen den verschiedenen Organen desselben Individuums.

Oxalsäure und Gerbstoff stehen aber nicht nur im Wechselverhältnis des Vikariierens, sie können auch in einem Organ gleichzeitig und nebeneinander zugegen sein und ihre Schutzwirkung kombinieren. Dies sind dann Beispiele für „Häufung“

[1]) cf. Pfeffer 1897, 493.

der Schutzmittel. (Stahl 1888.) Solche typisch „kombinierte“ Fälle traten besonders hervor in den Gattungen *Rumex*, *Mesembryanthemum* (— wo sich an der Häufung der Schutzmittel noch die Rhaphiden beteiligen) und *Oxalis*; sie bilden hier eine ökologische Gruppe, die sich deutlich von jenen durch Vikariieren beider Stoffe gekennzeichneten Spezieskreisen unterscheiden ließ. Wir haben bereits hervorgehoben, daß diese Häufung beider Schutzstoffe eine qualitative, nicht eine quantitative ist, d. h. jeder der Stoffe erscheint für sich betrachtet mit geringerer Menge vertreten, als es bei alleinigem Vorkommen der Fall zu sein pflegt (cf. Gießler l. c. 35 f.).

d) Chemischer und mechanischer Schutz.

Für viele Oxalsäure führende Pflanzen bestätigt sich der Satz von Stahl (1888, 62), daß chemisch geschützte Pflanzen regelmäßig mechanisch unbewehrt sind. Sie entbehren gewöhnlich der Haar- und Stachelbildungen sowie der Verkieselung ihrer Membranen. Anders verhalten sich die *Mesembryanthemum*- und *Phytolacca*-Arten, auch der Farn *Lonchitis*, die neben dem gelösten Oxalat noch mechanisch schützende Rhaphidenapparate besitzen. Eine Differenzierung dieser Schutzmittel scheint aber hier insofern gegeben zu sein, als in der Spreite von *Phytolacca* die gelösten Oxalate in der Epidermis, die Rhaphiden im Mesophyll ihren Sitz haben. Bei *Lonchitis* ist die Spreite allein durch Rhaphiden bewehrt, im Blattstiel tritt die Säure in den Vordergrund.

8. Die mikrochemischen Befunde und das Problem der Kalziumoxalatbildung.

Wir hatten im speziellen Teil mehrfach Veranlassung genommen, auf das Problem hinzuweisen, wie die Bildung der Oxalsäure und des Kalziumoxalats in der Pflanze aufzufassen sei und dabei im besonderen der von Wehmer, Benecke, Amar und anderen vertretenen Anschauung gedacht, wonach die Exkretion des Kalziumoxalats auf die Entfernung überschüssiger Kalkmengen aus dem Stoffwechsel angelegt ist.

Zusammenfassend werden wir rücksichtlich dieser Auffassung sagen, daß die mikrochemischen Befunde aus dem geschilderten Untersuchungsmaterial pro et contra verwendet werden können. Alle die Fälle, wo neben dem Kalkoxalat noch ein Überschuß gelösten Oxalats vorhanden ist, mögen geeignet sein, die besagte Theorie zu stützen, insofern hier das Gleichgewichtsverhältnis zwischen basischem Kalzium und Oxalsäure zuungunsten des ersten verschoben ist. In zustimmendem Sinne verwerten ließe sich weiter die allgemeine Beobachtung, daß gelöstes Oxalat nur bei Pflanzen nachweisbar ist, die auch Kalkoxalat in ihren Geweben enthalten. Denn wenn auch bei Abwesenheit von Kalkoxalat Oxalsäure anzutreffen wäre — was zwar von Pfeffer (1897, 427) angegeben, durch die vorliegenden

Befunde aber nicht zu stützen ist —, so könnte man deren Bildung und Aufgabe schwerlich auf die Beseitigung überschüssiger Kalkmengen beziehen.

Dort aber, wo neben der Ablagerung von Kalziumoxalat noch große Mengen von gelöstem Kalksalz (saure Malate, Tartrate) im Zellsaft nachweisbar sind (*Kakteen, Crassulaceen, Vitaceen*), wird man nicht daran denken, die Bildung des Kalkoxalats als auf die Abscheidung störender gelöster Kalziumverbindungen berechnet zu deuten.

Mehr über das besagte Problem auszumachen, ist dem mikrochemischen Verfahren nicht gestattet. Auch hier — wie im Falle der anderen ökologischen Deutungsversuche — kann die Mikrochemie nur mehr Anregungen geben, nicht abschließende Entscheidungen treffen. Damit berühren wir die Grenze der mikrochemisch-anatomischen Methode und erreichen wir die Stelle, wo das ökologische und physiologische Experiment sowie die Beobachtung des lebenden Naturzusammenhanges beginnen, um jene zu ergänzen.

Zusammenstellung der wichtigsten Ergebnisse.

1. Die Lösung von Ferrosulfat (— Eisenvitriol, Mohrsches Salz) ist ein brauchbares Reagens, um die in Pflanzengeweben enthaltenen gelösten Oxalate nachzuweisen und zu lokalisieren. Zugleich vorhandener Gerbstoff wird hierbei in charakteristischer Weise und von der Oxalsäure gesondert erkennbar gemacht.

2. Um eine hinreichend genaue Lokalisierung der kristalloiden Oxalate zu erzielen, ist es notwendig, die Ferrolösung in hoher Konzentration zu verwenden: Die oxalsäurehaltige Zelle verhält sich dem Reagens gegenüber wie eine mit Oxalat imprägnierte Gallertsäule.

3. Pflanzen ohne normale Ablagerung von Kalziumoxalat lassen auch die gelösten Oxalate vermissen.

4. Gelöstes Oxalat ist bei Thallophyten seltener als bei Kormophyten. Sehr regelmäßig ist es in den Reihen der *Polygonales* und der verwandten *Centrospermae* angetroffen worden.

5. Innerhalb einer Gattung können reine Oxalsäurespezies, reine Gerbstoffspezies und kombinierte Typen gegeben sein. Unter dem ökologischen Gesichtspunkt wird man diese Fälle als Vikariieren bzw. Häufung der beiden als chemische Schutzmittel der Pflanze erkannten Stoffe deuten.

6. Das Vorkommen der Oxalsäure ist oft auf die oberirdischen Teile beschränkt, während die unterirdischen, insbesondere die Wurzeln vielfach mit Gerbstoff erfüllt sind. In anderen Fällen kann die Oxalsäure auch in den Wurzeln deutlich nachweisbar sein, und diese sind dann regelmäßig gerbstoffleer.

7. Die Lokalisation der Oxalsäure ist vielfach eine periphere.

8. Die Oxalsäure tritt sowohl in farblosen wie in chlorophyllhaltigen Geweben auf, und es ist vom Bau der betreffenden Organe abhängig, ob das eine oder das andere zutrifft.

Die vorliegenden Untersuchungen sind in den Jahren 1915/16 im Botanischen Institut der Universität Jena auf Anregung des verstorbenen Herrn Professors Ernst Stahl ausgeführt worden. Dem hochverehrten Lehrer bewahre ich ein dankbares Andenken für alles was er mir gegeben hat. Auch den folgenden Herren, die mich bereitwilligerweise mit Rat und Tat unterstützten, habe ich zu danken: Professor Dr. H. Ambronn (Jena), Dr. Walter Friedel (Jena), Apotheker Dr. H. Ziegenspeck (Augsburg).

Literatur-Verzeichnis.

(1) Amar, M., Sur le rôle de l'oxalate de calcium dans la nutrition des végétaux. (Ann. scienc. nat. Sér. 8. (Bot.) T. 19. 1904.)

(2) Aubert, E., Sur la répartition des acides organiques chez les plantes grasses. (Rév. gén. de Bot. T. II. 1890.)

(3) —, Recherches sur la turgescence et la transpiration des plantes grasses. (Ann. scienc. nat. sér. 7. [Bot.]. T. 16. 1892.)

(4) Bassalik, K., Über die Verarbeitung der Oxalsäure durch *Bacillus extorquens* n. sp. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 53. 1914.)

(5) Bechhold, H., Zeitschr. f. physikal. Chem. Bd. 52. 1905.

(6) —, Die Kolloide in Biologie und Medizin. Dresden 1912.

(7) Bechhold, H., und Ziegler, J., Ann. d. Phys. F. 4. Bd. 20. 1906.

(8) Beilstein, F., Handbuch der organischen Chemie. 3. Aufl. Bd. I. 1893.

(9) Benecke, W., Über Oxalsäurebildung in grünen Pflanzen. (Botan. Zeitg. 61. 1903.)

(10) Berthelot et André, Sur l'acide oxalique dans la végétation. Méthodes d'analyse. (Compt. rend. T. 101. 1885.)

(11) — —, Sur la formation de l'acide oxalique dans la végétation. — Etude du *Rumex acetosa* (*oseille*). (Compt. rend. T. 102. 1886.)

(12) Berthold, G., Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation. T. I. Leipzig 1898. — T. II. 1. Hälfte. Leipzig 1904.

(13) Brenner, W., Untersuchungen an einigen Fettpflanzen. (Flora 1900.)

(14) Büsgen, M., Beobachtungen über das Verhalten des Gerbstoffes in den Pflanzen. (Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 24. N. F. 17. 1889.)

(15) Chauvel, Fr., Recherches sur la famille des Oxalidacées. [Thèse.] Paris 1903.

(16) Czapek, Fr., Zur Kenntnis des Milchsaftsystems der Convolvulaceen. (Sitzber. d. Akad. Wien. Math.-natw. Kl. Bd. 103. 1894. Abt. 1.)

(17) —, Biochemie der Pflanzen. Jena 1905. Bd. 2.

(18) Dannemann, J. Fr., Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Entwicklung der Mesembryanthema. [Diss.] Halle 1883.

(19) de Bary, A., Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig 1877.

(20) de Bary, Botan. Zeitg. Bd. 44. 1886.

(21) de Vries, H., Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 14. 1884.)

(22) Euler, H., Grundlagen und Ergebnisse der Pflanzenchemie. Bd. 1. Braunschweig 1908.

(23) Fehling, H. v., Handwörterbuch der Chemie. Bd. 4. Braunschweig 1886.

(24) Fitting, H., Wasserversorgung und osmotische Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen. (Zeitschr. f. Botanik. Jahrg. 3. 1911.)

(25) Gießler, R., Die Lokalisation der Oxalsäure in der Pflanze. (S.-A. a. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 27. N. F. 20. Jena 1893.)

(26) Goebel, K., Pflanzenbiologische Schilderungen. T. I. Marburg 1889.

(27) Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. 2. Aufl. Leipzig 1896.

(28) Hämmerle, J., Zur physiologischen Anatomie von *Polygonum cuspidatum* Sieb. et Zuccar. [Diss.] Göttingen 1898.

(29) Haushofer, K., Mikroskopische Reaktionen. Braunschweig 1885.

(30) Heinricher, E., Histologische Differenzierung der pflanzlichen Oberhaut. (Mitt. d. naturw. Ver. f. Steierm. 1886. Graz 1887.)

(31) Hildebrand, Fr., Die Lebensverhältnisse der Oxalisarten. Jena 1884.

(32) Höber, R., Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. Leipzig 1902.

(33) Höhnel, v., Sitzber. d. Akad. Wien. Math.-naturw. Kl. Bd. 84. I. 1881. [Wien 1882.]

(34) Husemann-Hilger, Die Pflanzenstoffe. 2. Aufl. Bd. 1. Berlin 1882.

(35) Knoll, Ber. d. Deutsch. Botan. Ges. 1912.

(36) Kohl, F. G., Anatomisch-physiologische Untersuchung der Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze. Marburg 1889.

(37) —, Botan. Centralbl. Bd. 44. 1890.

(38) Kraus, Gr., Über die Wasserverteilung in der Pflanze. IV. Die Acidität des Zellsaftes. (Abhandl. d. Naturf. Ges. Halle. Bd. 16. H. 2. Halle 1884.)

(39) —, Grundlinien zu einer Physiologie des Gerbstoffs. Leipzig 1889.

(40) Küster, E., Über Zonenbildung in kolloidalen Medien. (Beitr. z. entwicklungsmechan. Anat. d. Pflanzen. H. 1. Jena 1913.)

(41) Ladenburg, A., Handwörterbuch der Chemie. Bd. 3. Breslau 1885. Bd. 8. 1890.

(42) Lange, P., Beiträge zur Kenntnis der Acidität des Zellsaftes. [Diss.] Halle 1886.

(43) Lepeschkin, Mém. de l'Acad. Imp. de St. Pétersb. 1904

(44) Liesegang, R. Ed., Exogene Fällungen bei der histologischen Färbung. (Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. 31. 1914. Heft 4. 1915.)

(45) Loew, O., Über die physiologischen Funktionen der Phosphorsäure. (Biolog. Centralbl. Bd. 11. 1891.)

(46) —, Über die physiologischen Funktionen der Calcium- und Magnesiumsalze im Pflanzenorganismus. (Flora 1892.)

(47) —, Ein natürliches System der Giftwirkungen. München 1893.

(48) Loew, O., und Bokorny, Th., Über das Verhalten von Pflanzenzellen zu starkverdünnter alkalischer Silberlösung. II. (Botan. Centralbl. Bd. 39. 1889.)

(49) Mayer, Ad., Über die Bedeutung der organischen Säuren in den Pflanzen. (Landw. Versuchsstat. Bd. 18. 1875.)

(50) Migula, W., Über den Einfluß stark verdünnter Säurelösungen auf Algenzellen. [Diss.] Breslau 1888.
(51) Molisch, H., Studien über den Milchsaft und Schleimsaft der Pflanzen. Jena 1901.
(52) —, Mikrochemie der Pflanze. Jena 1913.
(53) Morse, H. W. und Pierce, G. W., Zeitschr. f. physik. Chemie. Bd. 45. 1903.
(54) Ostwald, Wo., Grundriß der Kolloidchemie. 2. Aufl. 1. Hälfte. Dresden 1911.
(55) Otto, R., Just, Bot. Jahresber. 1897. Bd. 1. S. 151 f.
(56) Peltrisot, M. C. N., Organes sécréteurs du *Polygonum Hydropiper* L. (Journ. de Bot. T. 17. 1903. 223 ff.)
(57) Pfeffer, W., Die Ölkörper der Lebermoose. Flora 1874.
(58) —, Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. Bd. 1. Leipzig 1897; Bd. 2. 1904.
(59) Poirault, G., L'oxalate de calcium chez les Cryptogames vasculaires. (Journ. de Bot. T. 7. 1893.)
(60) Pringsheim, N., Über chemische Niederschläge in Gallerte. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 28. 1895.)
(61) Purjewicz, K., Bot. Centralbl. Bd. 58. 1894. S. 368 ff.
(62) Sachs, J., Über saure, alkalische und neutrale Reaktion der Säfte lebender Pflanzenzellen. (Botan. Zeitg. 1862. S. 257 ff.)
(63) Schimper, A. F. W., Über Kalkoxalatbildung in den Laubblättern. (Botan. Zeitg. 1888.)
(64) —, Zur Frage der Assimilation der Mineralsalze durch die grüne Pflanze. (Flora. 1890.)
(65) Schmidt, E., Einige Beobachtungen zur Anatomie der vegetativen Organe von *Polygonum* und *Fagopyrum*. [Diss.] Bonn 1879.
(66) —, Pharmazeutische Chemie. 4. Aufl. Bd. 2. Braunschweig 1901.
(67) Solereder, H., Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart 1899. — Ergänzungsbd. Stuttgart 1908.
(68) Solms-Laubach, H., Graf zu, Botan. Zeitg. 1871.
(69) Souchay und Lenssen, Ann. d. Chem. u. Pharm., h. v. Wöhler, Liebig u. Kopp. Bd. 105. 1858.
(70) Sperlich, Ad., Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. 1917. H. 1.
(71) Stahl, E., Pflanzen und Schnecken. Eine biologische Studie über die Schutzmittel der Pflanzen gegen Schneckenfraß. (S. A. a. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 23. N. F. 15. Jena 1888.)
(72) —, Der Sinn der Mykorrhizenbildung. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 34. 1900.)
(73) —, Zur Biologie des Chlorophylls. Jena 1909.
(74) Steinmann, Alfr. B., Studien über die Azidität des Zellsaftes beim Rhabarber. (Zeitschr. f. Bot. 1917. H. 1.)
(75) Stoffel, F., Über Diffusionserscheinungen in festen Colloiden. [Diss.] Zürich 1908.
(76) Tunmann, O., Pflanzenmikrochemie. Berlin 1913.
(77) Voelcker, A., Über das wässrige Secret der Blätter und der Stengel des Eiskrautes (*Mesembryanthemum crystallinum* L.). (Journ. f. prakt. Chemie. Bd. 50. 1850.)
(78) Volkens, G., Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste. Berlin 1887.
(79) Wagner, E., Über das Vorkommen und die Verteilung des Gerbstoffs bei den Crassulaceen. [Diss.] Göttingen 1887.

(80) Warburg, O., Über die Bedeutung der organischen Säuren für den Lebensprozeß der Pflanzen (speziell der sog. Fettpflanzen). (Unters. a. d. Botan. Instit. Tübingen. Bd. 2. 1886—88.)

(81) Warming, E., Beobachtungen über Pflanzen mit überwinternden Laubblättern. (Botan. Centralbl. Bd. 16. 1883. S. 350.)

(82) Wehmer, C., Botan. Zeitg. Bd. 49. 1891.

(83) —, Die Pflanzenstoffe, botanisch-systematisch bearbeitet. (Phanerogamen). Jena 1911.

(84) Wiesner, J., Elemente der wissenschaftlichen Botanik. Bd. 3. Biologie. Wien 1889.

Zur Frage des Auftretens von Amitosen bei Wasserpflanzen.

Von

Dr. P. N. Schürhoff, Berlin SW.

(Mit 1 Abbildung im Text.)

Die Angaben einiger Arbeiten aus Cambridge, die Mitteilungen über das normale Auftreten von Amitosen mit nachfolgender Zellteilung in lebhaft wachsendem Gewebe von Wasserpflanzen brachten, erschienen mir von Anfang an recht wenig überzeugend, da sie sich mit unseren bisherigen Anschauungen über das Wesen der Amitose nicht decken.

Da ich selbst (2 u. 4) Fälle von unzweifelhafter Amitose mitgeteilt und auch schon mehrfach bisher behauptete Amitosen als nicht zutreffend nachgewiesen habe (1 u. 3), fühlte ich mich veranlaßt, diese Angaben einer Nachprüfung zu unterziehen.

Andererseits machten mich einige Bemerkungen einer Arbeit aus Chicago (8) über das regelmäßige Auftreten 2- und mehrkerniger Zellen bei *Typha latifolia* stutzig, da vielleicht die 2kernigen Zellen infolge einer amitotischen Teilung entstanden sein konnten.

Ich lasse daher die betreffenden Stellen der erstgenannten Arbeiten aus dem Referat bzw. Autorreferat folgen:

Agnes Arber (6) berichtet in einer vorläufigen Mitteilung über die zytologischen Ergebnisse bei der Wurzelentwicklung von *Stratiotes aloides* L. mit besonderer Berücksichtigung des Auftretens von Amitosen im embryonalen Gewebe: Im Stengel und Blatt zeigt sich das Vorkommen 2lappiger Kerne und von Zellen mit mehr als 1 Zellkern, aber diese Besonderheit ist viel bedeutender und sichtbarer in jungen Adventivwurzeln, wo sie in der Wurzelhaube, -rinde und im Zentralzylinder vorkommen. Diese Beobachtungen wurden an Pflanzen gemacht, die 1910, 1911 und 1912 von 2 verschiedenen Gegenden gesammelt waren und nach verschiedenen Methoden fixiert und gefärbt wurden. Es wird angenommen, daß die Amitose bei der frühen Entwicklung der Adventivwurzeln die Karyokinese ersetzt. Das Verhalten

der Kerne wurde in Beziehung zur Entwicklungsgeschichte der Spezies betrachtet, und die Arbeit schließt mit einer kurzen Erörterung über die Kennzeichnung der Amitose, wobei hervorgehoben wird, daß der vorliegende Fall unter den erwähnten Beispielen einzig dastehend zu sein scheint, in Berücksichtigung dessen, daß er in einem noch nicht ausgewachsenen Gewebe vorkommt. Er gibt Anlaß zu der Ansicht, daß das Auftreten von Amitosen durchaus nicht immer eine Alterserscheinung darstellt.

Gleichzeitig erschien die Veröffentlichung von Mc. Lean, R. C., über Amitose bei Wasserpflanzen (7). Diese Arbeit soll die Beobachtung wiedergeben, daß Amitosen normalerweise im Rindenparenchym angiospermer Wasserpflanzen auftreten. Dies Vorkommen wurde zuerst bei *Myriophyllum proserpinacoides* und dann bei *Hippuris vulgaris* bemerkt. Hieraus ergab sich die Mutmaßung, daß es vielleicht ein Kennzeichen der Wasserpflanzen sein könne und das Ergebnis einer Untersuchung anderer Wasserpflanzen ergab ihr Vorkommen bei

Dikotylen	—	Monokotylen
Trapa bifida,		*Elodea canademis*,
Jussieua spec.,		*Potamogeton lucens*,
Hippuris vulgaris,		*Limmocharis* sp.,
Myriophyllum proserpinacoides,		*Aponogeton* sp.

Die Verteilung der Amitosen in den Geweben folgt dem Grade des Wachstums. Derartige Zellen sind häufiger in jungen Sprossen als in älteren, und treten häufiger auf in Schnitten durch einen Knoten, als in den Internodien. Die Kerne, die zur Amitose schreiten, haben eine S-förmige Gestalt und ihre Länge ist mehr als 10—12mal größer als ihre Breite. Sie werden häufig paarweise in einer Zelle gefunden. Die Amitose stellt die einzige Form der Kernteilung dar, die in den untersuchten Geweben gefunden wurde und Mc. Lean ist der Meinung, daß sie auch tatsächlich die einzige Form der Kernteilung hier darstelle. (!) Er spricht ferner von einer nach einiger Zeit auf die Amitose stattfindenden Zellteilung, aber er bringt keinen wirklichen Beweis von im Anschluß an die direkte Kernteilung entstandenen Zellwänden.

Der Autor will ferner noch in den Geweben zweier Landpflanzen, *Dionaea muscipula* und *Polypodium irreoides*, Amitosen gefunden haben. Er glaubt, die Amitose könne die normale Art der Kernteilung zwischen Schwesterzellen in völlig differenziertem Gewebe vorstellen, was aber die Möglichkeit ihres Auftretens im meristematischen Gewebe nicht ausschließe. (!)

Die weitgehenden Schlüsse und die Regelmäßigkeit des Auftretens von Amitosen bei den genannten Pflanzen sind jedenfalls geeignet, bei jedem, der einigermaßen sich mit dem Problem der Amitose befaßt hat, lebhafte Verwunderung zu erregen. Und ich würde auf die genannten Arbeiten nicht näher eingegangen sein, wenn ich nicht in einer Publikation über *Typha latifolia* (S. 8) Angaben über das regelmäßige Vorkommen von 2kernigen Zellen

sowohl in jungen Blättern als auch im Endothecium der Antheren gefunden hätte. Im Verein mit den obigen Angaben ließ diese Mitteilung immerhin die Möglichkeit offen, daß bei Wasserpflanzen auf amitotischem Wege 2kernige Zellen entstünden, wenn ich auch auf Amitosen folgende Zellteilungen als gänzlich unbewiesen ohne weiteres ablehnen muß, da ein solches Vorkommen im Pflanzenbereich bisher nicht bekannt ist und jedenfalls nicht ohne die genauesten und eingehendsten Untersuchungen der botanischen Welt vorgetragen werden darf.

Die Angaben Schaffners lauten folgendermaßen: „Gegen das Ende dieses Vorganges (Teilung der Kerne der Tapetenzellen) verschwindet die Schicht zwischen Tapetum und Endothecium und die vergrößerten Endothecienzellen sind vielkernig. Die Vielkernigkeit ist ebenfalls ganz normal in den einzelnen Sternzellen der Blätter. Wahrscheinlich steht die Vielkernigkeit in gewisser Beziehung zum Wachstum des Zellvolumens."

Hierzu ist zu bemerken, daß es ausgeschlossen erscheint, daß das Vorkommen 2kerniger Zellen in der Faserschicht auf *Typha* beschränkt ist; ebenfalls müßten 2kernige Zellen in Blättern anderer, unter den gleichen biologischen Bedingungen wachsender Pflanzen sich vorfinden. In der Literatur ist nach meinem Wissen bisher aber nichts hierüber berichtet.

Wenn Schaffner, der seine vermeintlichen Beobachtungen über 2kernige Zellen nur nebenbei erwähnt, sich der Tatsache bewußt gewesen wäre, daß er hier bisher noch nicht bekannte Verhältnisse aufgefunden hätte, so konnte unbedingt erwartet werden, daß er diesen Vorkommnissen näher nachgegangen wäre und im besonderen die Art der Entstehung dieser 2kernigen Zellen, ob durch Mitose oder Amitose, sichergestellt hätte. Aus dem vollständigen Fehlen jeder Erklärung des Zustandekommens der Zweikernigkeit dieser Zellen läßt sich aber der Schluß ziehen, daß es sich nur um eine gelegentliche Erwähnung eines von ihm als nebensächlich angesehenen Befundes handelt. Dadurch, daß er es nicht für nötig hielt, die von ihm behaupteten Verhältnisse näher zu prüfen, läßt sich andererseits auch der Schluß ziehen, daß es sich hier nur um eine flüchtige Feststellung gehandelt hat.

Daß die Schlüsse Mc. Leans über die Art der Kernteilung bei Wasserpflanzen nicht zutreffen, ergibt sich z. B. aus den Untersuchungen Strasburgers über *Ceratophyllum submersum* (s. 7). Ich verweise hier nur auf Fig. 57 „Zelle aus dem Vegetationskegel des Sprosses, der Kern im Spindelstadium". Als haploide Chromosomenzahl gibt Strasburger die Zahl 12 an. Hierdurch ist der Beweis erbracht, daß in Wasserpflanzen Karyokinesen vorkommen; dadurch, daß Strasburger aber nichts über beobachtete Amitosen schreibt, ist aber ferner bewiesen, daß bei *Ceratophyllum* Amitosen, wenigstens normalerweise, nicht auftreten. Wenn es noch eines weiteren Beweises bedarf, daß die vegetativen Teilungen bei Wasserpflanzen

auf karyokinetischem Wege erfolgen, so sei auf die Arbeit von H. A. Clemens Müller (s. 10) hingewiesen, der die Teilungen in den Wurzelspitzen von *Najas marina* L. zum Gegenstand seiner ausführlichen Untersuchungen über somatische Mitose machte, und auch niemals eine Amitose beobachtete.

Immerhin scheint eine Richtigstellung der Mitteilungen von Arber und Mc. Lean angebracht, da sich vielleicht bei der Nachprüfung auch neue Beobachtungen machen lassen konnten. Mich aber interessiert die Angabe vor allem auch deswegen, weil die Autoren durch die amitotische Teilung 2kernig gewordene Zellen glaubten, feststellen zu können, was für bestimmte Zellen auch von Schaffner bei *Typha* angegeben wird. Mein Interesse an 2kernigen Zellen rührt vor allem daher, daß ich selbst bestimmte Zellen am Griffelkanal von *Sambucus* (s. 5), die Drüsenzellencharakter besitzen, mit regelmäßiger Zweizahl von Kernen feststellen konnte. Während diese 2kernigen Zellen hier auf mitotischem Wege zustande kommen, fand ich in den Epidermiszellen des Griffelkanals von *Lilium Martagon* (4) die Zweikernigkeit durch Amitose entstanden.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich auch auf die gleichzeitig mit meiner Publikation „das Verhalten des Kernes im Wundgewebe" erschienene Arbeit von E. Dale (11), der in Anlehnung an frühere Behauptungen ebenfalls für das Auftreten von Amitosen im Kallus eintrat, zurückkommen. Zwar dürfte hier der Standpunkt Strasburgers (12) maßgebend sein, daß „für die Angaben von E. Dale, denen zufolge bei Kallusbildungen die Teilung des Kernes auf amitotischem Wege der Regel nach sich vollziehen soll, zunächst eine Bestätigung abzuwarten ist"; doch sah ich mich bei dieser Gelegenheit veranlaßt, Kallusbildungen sowohl an meinem alten, wie an neuem Material ausgiebig nachzuprüfen, und kann auf Grund dieser wiederholten Prüfung nur nochmals feststellen, daß im Kallusgewebe keine Amitosen auftreten. Gerade die Zellen des Kallusgewebes zeichnen sich dadurch aus, daß sie in den embryonalen Zustand mit vorwiegend formativen Tendenzen zurückgekehrt sind, so daß sowohl auf Grund meiner wiederholten Untersuchungsergebnisse als auch aus rein theoretischen Gründen das Auftreten von Amtiosen hierfür abzulehnen ist.

Eine weitere Arbeit aus Cambridge spricht sich ebenfalls für Amitosen und allerdings meistens durch Mitose 2kernig gewordene Zellen aus.

Beer und Arber (15) glauben, daß im Rinden- und Markparenchym des Stammes als normaler Entwicklungsgang ein Stadium vorkommt, in dem jede Zelle mehrere Kerne führt. Dies Stadium soll entweder längere Zeit bestehen oder so kurz sein, daß es leicht übersehen werden kann. Die Anzahl der Kerne kann 2 oder mehr sein. Das Schicksal dieser Kerne konnte nicht verfolgt werden, doch schien es so, als ob in einigen Fällen in späterem Stadium Kernverschmelzungen aufgetreten wären. Der-

artige vielkernige Zellen sollen bei 76 (!) Pflanzen, meist Angiospermen, gefunden sein. In 2 Wurzeln wurden Amitosen beobachtet, aber in der größten Mehrzahl der Fälle entstehen die vielkernigen Zellen durch Mitose.

Eine Erklärung für diese Beobachtungen liegt meiner Meinung nach in der folgenden weiteren Angabe, daß die beiden Tochterkerne in der Telophase, wobei keine Zellenausbildung erfolgen soll, oft von einem Kreis von dichtem und tief gefärbtem Zytophasma umgeben sind, so daß man zuerst glauben könnte, es handele sich um eine Zelle in einer Zelle.

Diese in Form einer vorläufigen Mitteilung gehaltene Bekanntgabe auf 2 Seiten ist nun allerdings nicht geeignet, unsere bisherigen Anschauungen über Mitose bzw. Amitose und das Vorkommen von vielkernigen Zellen in meristematischem Gewebe zu erschüttern. Ich habe bereits 1904 bei den Kernteilungen im Wundgewebe nachgewiesen, daß die bei der Anlage der Zellwand sich nähernden und einander teilweise deckenden Tochterkerne in vielen Fällen die Vorstellung eines amitotischen Teilungsvorganges erweckt haben. Der von den Autoren beobachtete Kreis von dichterem und tief gefärbtem Zytoplasma ist nichts weiter als der Kranz der zentrifugal sich ausdehnenden Spindelfasern, die ich in der zitierten Arbeit (1904) ebenfalls beschrieben und mehrfach abgebildet habe.

Endlich erschien gleichzeitig noch eine 4 Seiten lange Veröffentlichung aus Cambridge von Prankerd (16), in der ebenfalls über das Vorkommen von mehrkernigen Zellen berichtet wird, und zwar soll es sich hier nicht um besonders differenzierte Zellen oder solche einer bestimmten Pflanzengruppe handeln, sondern diese mehrkernigen Zellen sollen in den verschiedensten Geweben bei noch völlig undifferenzierten Zellen vorkommen. Es werden in dieser kurzen Mitteilung 36 Pflanzenarten aufgeführt, bei denen derartige mehrkernige Zellen beobachtet wurden. Diese Zellen sollen in den verschiedensten Pflanzenorganen vorkommen. Die Mehrkernigkeit dieser vegetativen Zellen soll im allgemeinen durch Amitose entstehen. Von einer Beweisführung für diese Behauptung kann natürlich in der genannten Arbeit nicht die Rede sein. Um nun aus diesen embryonalen, mehrkernigen Zellen wieder zu den einkernigen Zellen zu gelangen, bietet der Autor statt einer Untersuchung Hypothesen dar. Weil er keine Degeneration der unzähligen Kerne gesehen hat (!) und auch keine Kernschmelzung (!), so dürfte diese Tatsache auf eine später einsetzende, von der Kernteilung unabhängigen Zellwandbildung zurückzuführen sein. Es will dieser Vorgang gewissermaßen eine beschleunigte Methode der Gewebebildung in schnell wachsenden Organen darstellen.

Man kann wohl sagen, daß sich derartige revolutionäre Ansichten über Kern- und Zellteilung an einem Material von 36 Pflanzenarten nicht auf 4 Seiten irgendwie begründen lassen.

Und nur im Zusammenhange meiner vorliegenden Arbeit scheint es mir angebracht zu sein, derartige Behauptungen und Theorien abzulehnen, solange nicht eingehende Untersuchungen mit positiven Befunden für diese Spekulationen vorliegen.

Ich gehe nunmehr zu meinen neuen Untersuchungen über:

Als 1. Objekt untersuchte ich *Helodea canadensis*. Es zeigten sich ganz normale mitotische Teilungen (Abb. 2). Amitosen konnte ich nicht auffinden, auch keine 2- oder mehrkernigen Zellen, die nach unseren bisherigen Kenntnissen zwar nicht als Voraussetzung Amitosen haben müssen, aber als notwendige Folge einer stattgefundenen Amitose anzusehen sind. Nach den Untersuchungen von Wylie (s. 13) hat *Helodea canadensis* in der diploiden Generation etwa 24 Chromosomen. Da Wylie die Verhältnisse bei der Befruchtung von *Elodea* verfolgte, gibt er zwar vegetative mitotische Teilungen im Nucellus wieder, aber nicht in „rein" vegetativen Organen, obwohl es unzweifelhaft ist, daß die Verhältnisse in der Sproßspitze auch nicht anders liegen als im Nucellus.

Ich glaube annehmen zu dürfen, daß bei diesem Objekt Bilder, wie ich sie in Abb. 1 wiedergebe, dem Autor Mc. Lean Amitosen vortäuschten; es handelt sich hier aber um nebeneinander liegende Zellen, die aus einer Mutterzelle durch Teilung hervorgegangen sind; die Scheidewände sind jedoch äußerst zart und häufig durch das Mikrotommesser zerrissen, so daß es, wenn man derartige Bilder ohne Vergleiche oberflächlich beurteilt, vielleicht den Anschein einer stattgehabten Amitose haben könnte, doch lassen sich keine Stadien finden, die als aufeinanderfolgende Stadien von amitotischen Teilungen irgendwie anzusprechen wären.

Als weiteres Objekt wurde *Hippuris vulgaris* untersucht. Ergebnis: Keine Amitosen zu finden. Alle Kernteilungen finden auf mitotischem Wege statt. Von Juel (14) wird als haploide Chromosomenzahl etwa 16, jedenfalls nicht weniger, angegeben. Über vegetative Kernteilungen, außer im jungen Embryo, berichtet Juel nicht; sicher würde ihm aber das Vorkommen von Amitosen aufgefallen sein. In Querschnitten, die mindestens 10 μ dick sind, sieht man häufig die Zellkerne zweier übereinanderliegender Zellen, die sich zum Teil decken; derartige Bilder können in der Umgebung des Zentralzylinders verhältnismäßig sehr häufig vorkommen, so daß sie wahrscheinlich zu der Meinung beigetragen haben werden, daß es sich hier um amitotische Bilder handle. Bei einigermaßen guter Färbung sieht man die zwischen den Kernen liegende Zellwand, besonders im Vergleich mit den äußerst protoplasmaarmen Nachbarzellen.

Als besonders wichtiges Objekt gelangten junge Adventivwurzeln von *Stratiotes aloides* zur Untersuchung, die anscheinend zu den beiden Cambridger Arbeiten über Amitose die Veranlassung gegeben haben. Meine Feststellungen ergaben, daß alle Teilungen in der Wurzel auf ganz normale mitotische Weise verliefen (s. Abb. 4). Die Fixierung war mit Chromessigsäure vorgenommen, die Färbung war erfolgt durch Safranin-Wasserblau 6 B.

Allerdings zeigen die Kerne von *Stratiotes* eine Besonderheit; sie besitzen nämlich im Ruhezustande 1 oder mehrere, sehr große Nucleolen, die mit einem großen farblosen Hof versehen sind. In prosenchymatischen Zellen, besonders den jungen Gefäßanlagen, wachsen die Kerne zu außerordentlicher Größe heran und erwecken hier tatsächlich den Eindruck, als seien sie mehrwertig, d. h. als seien sie Verschmelzungsprodukte mehrerer Kerne oder seien im Begriff, sich auf amitotische Weise zu teilen. Es handelt sich jedoch nur um eine bedeutende Größenzunahme der Kerne, die dem starken Wachstum der Zelle entspricht (Abb. 5, 6). Als Beweis dafür ist anzuführen, daß niemals mehrkernige Zellen zur Beobachtung kamen und auch in unmittelbarer Nachbarschaft dieser prosenchymatischen Zellen regelmäßig normale Mitosen gefunden wurden. Es ist mir unverständlich, wie von A. Arber die zahlreichen Mitosen, die in jedem Gesichtsfeld vorkommen, übersehen werden konnten. Die Tatsache, daß in den Wurzel-

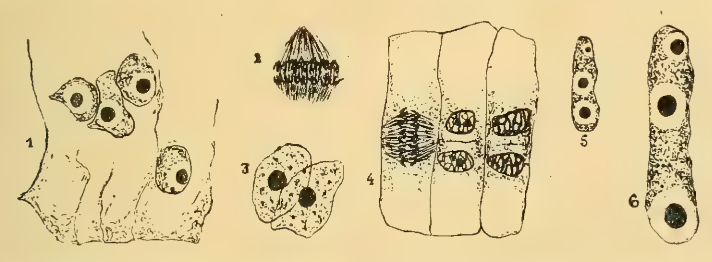


Abb. 1. Längsschnitt durch die Sproßspitze von *Helodea canadensis*. 4 nebeneinander liegende Zellen, deren Wände z. T. kaum erkennbar sind. 1000:1.

Abb. 2. Kernspindel aus der Sproßspitze von *Helodea canadensis*. 1000:1.

Abb. 3. Kerne aus 2 übereinanderliegenden Zellen aus einem Querschnitt durch die Sproßspitze von *Hippuris vulgaris*. 1000:1.

Abb. 4. Zellreihe aus einem Längsschnitt durch eine Adventivwurzel von *Stratiotes aloides* mit Mitosen. 1000:1.

Abb. 5 u. 6. Große Kerne aus dem Zentralzylinder einer Adventivwurzel von *Stratiotes aloides*. 1000:1.

(Die Abbildungen wurden bei der Wiedergabe auf etwa 3/4 verkleinert.)

spitzen von *Stratiotes* zahlreiche Mitosen aufgefunden wurden, ist allein schon geeignet, die verschiedenen Spekulationen von Arber und Mc. Lean vollständig zunichte zu machen.

Auch *Myriophyllum prosespinacoides* wurde untersucht mit dem gleichen Ergebnis wie das vorher beschriebene Objekt.

Mit besonderem Interesse wandte ich mich der Untersuchung von *Typha latifolia* zu, und suchte dort vor allem nach den von Schaffner beschriebenen vielkernigen Zellen; allein ich konnte die Angaben von dem Vorkommen dieser 2- und mehrkernigen Zellen durchaus nicht bestätigen. Da nach den Angaben Schaffners diese 2kernigen Zellen besonders auch in den Sternzellen junger Blätter vorkommen (s. seine Fig. 11), so nimmt er dieses Vorkommen also für junge, wachsende und noch nicht einseitig physiologisch tätige Zellen an, was von vornherein wenig Aussicht auf das Auftreten von Amitosen bot. Es ließen sich in der Tat auch keine Anzeichen für das Auftreten von Amitosen finden.

Ferner gelangte *Acorus calamus* zur Untersuchung. Amitosen waren nicht zu finden, Mitosen in allen Stadien. Im besonderen achtete ich auch hier auf das Vorkommen 2kerniger Zellen, die weder im Parenchym der Blätter oder der Blütenachse, noch in der späteren Faserschicht zu finden waren. Also auch hier keine Abweichungen von dem normalen Typus. Da *Acorus* zur gleichen Ordnung der Spadicifloren wie *Typha* gehört, wäre anzunehmen gewesen, daß die von Schaffner beschriebenen 2kernigen Zellen hier auch aufzufinden seien, zumal beide Pflanzen auch in ihrer Lebensweise sehr große Übereinstimmung zeigen. Mit dem gleichen Erfolge wurde *Arum maculatum* auf 2kernige Zellen in der späteren Faserschicht untersucht. Auch hier stets nur 1kernige Zellen.

Auch *Sagittaria sagittifolia* zeigt stets nur 1kernige Zellen in der Faserschicht. In den Wurzeln wurden keine Amitosen oder 2kernige Zellen gefunden.

Endlich wurde zur Kontrolle auch noch auf einige andere Pflanzen zurückgegriffen, so z. B. *Lilium Martagon, Melandrium album, Sambucus racemosa* u. a. m.; das Ergebnis war stets das gleiche: Die fibröse Schicht besteht stets nur aus 1kernigen Zellen.

Wie ich bei *Tradescantia virginica* (3) gezeigt habe, führt der Kern in älteren Parenchymzellen amöboide Bewegungen aus, die den Anschein erwecken, als handle es sich um zahlreiche Amitosen. Daß in der Tat in älteren Pflanzenteilen Amitosen normalerweise auftreten, läßt sich sehr schön an den Epidermiszellen zeigen, die die Griffelkanäle von *Lilium Martagon* auskleiden. Es ist hier zu beobachten, daß diese Zellen als Drüsenzellen anzusehen sind, da sie Schleim usw. für die keimenden Pollenschläuche ausscheiden. Daß die Existenz von 2 Kernen in Drüsenzellen anscheinend von Vorteil ist, darauf habe ich bei der Beschreibung der 2kernigen Drüsenzellen an den Griffelkanälen von *Sambucus* (s. 5) hingewiesen. Auch bei *Lilium Martagon* kommt es in den Epithelzellen des Griffelkanals nur zu 2kernigen Zellen und auch dies nur in etwa $^1/_3$ der Zellen. Die Feststellung dieser Verhältnisse erfolgte an reifen Blüten, die 24 Stunden vorher bestäubt waren. Es ließ sich bei dem Auftreten dieser Amitosen im Einklang mit unseren bisherigen Anschauungen wiederum zeigen:

1. daß auf Amitosen niemals eine Mitose folgt;
2. daß durch Amitosen stets mehrkernige Zellen, aber keine Zellwände gebildet werden;
3. daß Amitosen nur in solchen Geweben auftreten, die ihre endgültige Differenzierung bereits erlangt haben, aber nie im embryonalen Gewebe.

Demgegenüber konnte ich, im Gegensatz zu den Mitteilungen von Arber, Mc. Lean und Schaffner u. a., feststellen, daß im embryonalen Gewebe nur Mitosen auftreten, während Amitosen nicht zur Beobachtung gelangten; daß ferner

stets nur 1kernige Zellen sich fanden, während amitotische Teilungen mehrkernige Zellen zur Folge gehabt hätten.

Meine Untersuchungen haben also ergeben, daß bei Wasserpflanzen keine anormalen Kernverhältnisse vorliegen, damit kommen auch die Schlußfolgerungen in Wegfall, die insbesondere Mc. Lean aus seinen vermeintlichen Befunden herleiten zu können glaubte.

Literatur.

1. Schürhoff, Das Verhalten des Kerns im Wundgewebe. (Beih. z. Bot. Centralbl. Abt. I. Bd. 19. 1906.)
2. — Amitosen von Riesenkernen im Endosperm von *Ranunculus acer.* (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 55. 1915.)
3. — Über die bisher als Amitosen gedeuteten Kernbilder von *Tradescantia virginica.* (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 57. 1916.)
4. — Die Drüsenzellen des Griffelkanals von *Lilium Martagon.* (Biol. Centralbl. 1918.)
5. — Über regelmäßiges Vorkommen zweikerniger Zellen an den Griffelkanälen von *Sambucus.* (Biol. Centralbl. 1916.)
6. Arber, On Root Development in *Stratiotes aloides* L., with special Reference to the Occurence of Amitosis in an Embryonic Tissue. (Proc. Cambr. Phil. Soc. Vol. 17. 1914.)
7. Mc. Lean, Amitosis in the Parenchyma of Water-Plants. (Proc. Cambr. Phil. Soc. Vol. 17. 1914.)
8. Schaffner, Development of the Stamens and Carpels of *Typha latifolia.* (Bot. Gaz. Vol. 24. 1897.)
9. Strasburger, Ein Beitrag zur Kenntnis von *Ceratophyllum submersum.* (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 37. 1902.)
10. Müller, Cl., Kernstudium an Pflanzen. (Arch. f. Zellforsch. Bd. 8. 1911.)
11. Dale, Further Experiments and histological Investigations on Intumescenses with some Observations on Nuclear Division in pathological Tissues. (Philos. Transact. Roy. Soc. London. Vol. 198. 1906.)
12. Strasburger, Die Ontogenie der Zelle seit 1875. (Progess. Rei Bot. Bd. 1. 1907.)
13. Wylie, The Morphology of *Elodea canadensis.* (Bot. Gaz. 1904.)
14. Juel, Studien zur Entwicklungsgeschichte von *Hippuris vulgaris.* (Nov. Acta Reg. Soc. Sci. Upsala. Ser. IV. Vol. 2. 1911. No. 11.)
15. Beer, R., and Arber, A., On the Occureme of binucleate and multinucleate Cells in growing Tissues. (Ann. of Bot. Vol. 29. 1915.)
16. Prankerd, T. L., Notes on the Occureme of multinucleate Cells. (Ann. of Bot. Vol. 29. 1915.)



Druck von C. Heinrich, Dresden-N.



